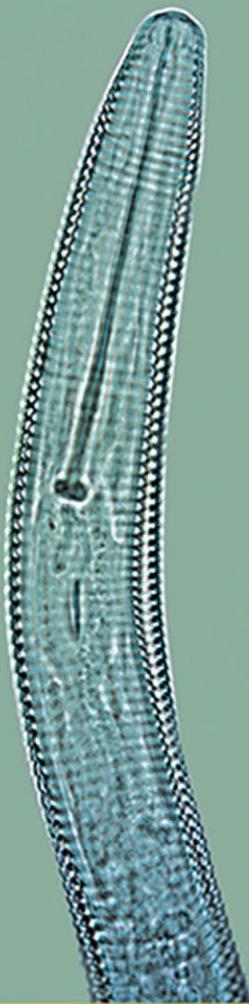




Фитопаразитические нematоды России



УДК 632+576.8

Фитопаразитические нематоды России / Под редакцией. С.В. Зиновьевой, В.Н. Чижова. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 386 с., 388 илл.

Книга представляет собой монографическое обобщение исследований по наиболее патогенным видам, вызывающих экономически значимые потери продукции в различных областях растениеводства на территории России. В книге приведены сведения о систематическом статусе, морфологии, молекулярной диагностике, биологии и экологии корневых, стеблевых, листовых фитогельминтов, нематод-переносчиков вирусов, а также их взаимоотношениях с растениями-хозяевами. Представлены диагнозы и ключи для определения фитопаразитических нематод, а также симптомы поражения различных культур этими паразитами. Издание иллюстрировано многочисленными рисунками и цветными оригинальными фотографиями, наглядно характеризующими многообразие форм нематод и признаков поражения растений, и может служить атласом-справочником наиболее распространенных паразитических нематод растений на территории России.

Книга предназначена для паразитологов, фитонематологов, почвенных зоологов, биологов общего профилия, агрономов-практиков, специалистов по защите и карантину растений, студентов, аспирантов и преподавателей вузов.

Ответственные редакторы
Доктор биологических наук С.В. Зиновьева
Кандидат биологических наук В.Н. Чижов

Рецензенты:
Член-корр. РАН Б.Р. Стриганова
Член-корр. РАСХН А.В. Успенский

ISBN 978-5-87317-775-2

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2012.
© Товарищество научных изданий
КМК, издание, 2012.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	7
Глава 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД	
<i>С.В. Зиновьев</i>	10
1. Морфология и морфометрия нематод	10
1.1. Морфология	10
1.2. Морфометрия	22
2. Биология нематод	23
2.1. Размножение и развитие	23
2.2. Анабиоз	26
3. Общие сведения об экологии фитопаразитических нематод	27
4. Особенности патогенеза и устойчивости растений при поражении фитонематодами	33
4.1. Секреция и элиситоры фитонематод	33
4.2. Изменение экспрессии генов растений при нематодной инвазии	36
4.3. Устойчивость растений к нематодам	35
Глава 2. СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ФИЛОГЕНЕЗА КЛАССА НЕМАТОДА	
<i>В.Н. Чижсов, С.А. Субботин</i>	46
Глава 3. МИГРИРУЮЩИЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ НЕМАТОДЫ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ ОТРЯДА TYLENCHIDA	
<i>А.Ю. Рысс</i>	54
Глава 4. СЕДЕНТАРНЫЕ НЕМАТОДЫ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ ОТРЯДА TYLENCHIDA ...	89
4.1. Галловые нематоды семейства <i>Meloidogynidae</i> Skarbilovich, 1959	
<i>В.Н. Чижсов, М.В. Приданников, С.А. Субботин</i>	89
4.2. Цистообразующие нематоды семейства <i>Heteroderidae</i> Filipjev & Schuurmans Stekhoven, 1941 (Skarbilovich, 1947)	
<i>В.Н. Чижсов, М.В. Приданников</i>	119
4.3. Другие виды седентарных нематод, распространенные на территории России	
<i>В.Н. Чижсов, М.В. Приданников</i>	231
Глава 5. СТЕБЛЕВЫЕ, ЛИСТОВЫЕ И СТВОЛОВЫЕ НЕМАТОДЫ РАСТЕНИЙ ОТРЯДОВ TYLENCHIDA И APHELENCHIDA	
<i>В.Н. Чижсов, С.А. Субботин</i>	242
Глава 6. ЭКТОПАРАЗИТИЧЕСКИЕ НЕМАТОДЫ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ ОТРЯДОВ DORYLAIMIDA И TRIPLOCHIDA	
<i>Р.В. Хусаинов</i>	308
АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ НЕМАТОД	382

ГЛАВА 1.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

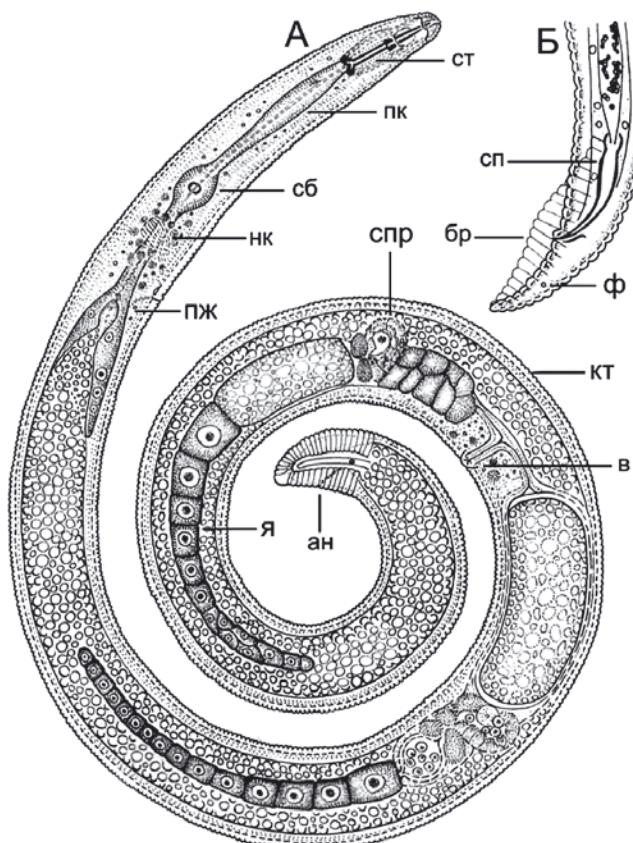
Нематоды или круглые черви – самые многочисленные и широко распространенные многоклеточные животные на земле, на долю которых приходится 4/5 всего животного мира. Из 20000 тысяч описанных видов нематод примерно 20% или около 4000 видов ассоциированы с растениями. Все известные растения могут являться хозяевами одного или более видов паразитических нематод (Вайшер и др., 2001).

Таксономически фитопаразитические нематоды (фитогельминты) относятся к 4 отрядам, по два в каждом из двух классов нематод – отряды Dorylaimida и Triplonchida (класс Adenophorea) и отряды Aphelenchida и Tylenchida (класс Secernentea). Общая характеристика и морфологические особенности нематод подробно описаны в монографиях: Парамонов, 1962; Деккер, 1972; Кирьянова, Краль, 1969, 1971; Siddiqi, 1986; Siddiqi, 2000, Gheysen, Jones, 2006, Perry, Moens, 2006 и др.

1. Морфология и морфометрия нематод

1.1. Морфология

Размеры и форма тела. Фитонематоды представляют собой микроскопические организмы, длина тела которых колеблется от 180 микрон до 8 мм; в большинстве случаев она не превышает 2 мм, ширина 10–300 микрон. У нематод тело всегда круглое в поперечном сечении, несегментированное, нитевидной или веретенообразной формы; реже, у сидячих или малоподвижных видов нематод, тело грушевидное или шаровидное (галловые и цистообразующие нематоды (фото. 1)). Тело нематод делится на 3 отдела: передний – трофико-сенсорный, средний – трофико-генитальный и хвостовой – каудальный отделы (рис. 1). Трофико-сенсорный отдел включает в себя танго- и хеморецепторы, ротовые органы и переднюю кишку (рис. 2). В переднем отделе различимы головной и глоточный участки. В центре головного участка находится ротовое отверстие, окруженное подвижными губами и неподвижными головными буграми. На головной капсуле располагается комплекс органов чувств. По глоточному участку проходит пищевод, который представляет собой часть передней кишки. В среднем отделе, или собственно теле, размещены средняя кишка и половые железы с их протоками. Началом хвостового отдела считается анальное отверстие. Форма хвоста может быть различной и часто служит систематическим признаком (фото 2). Различают тупой закругленный хвост, цилиндрический, булавовидный, конический (тупоконический и остроконический). У некоторых форм хвост может быть снабжен длинной хвостовой нитью.

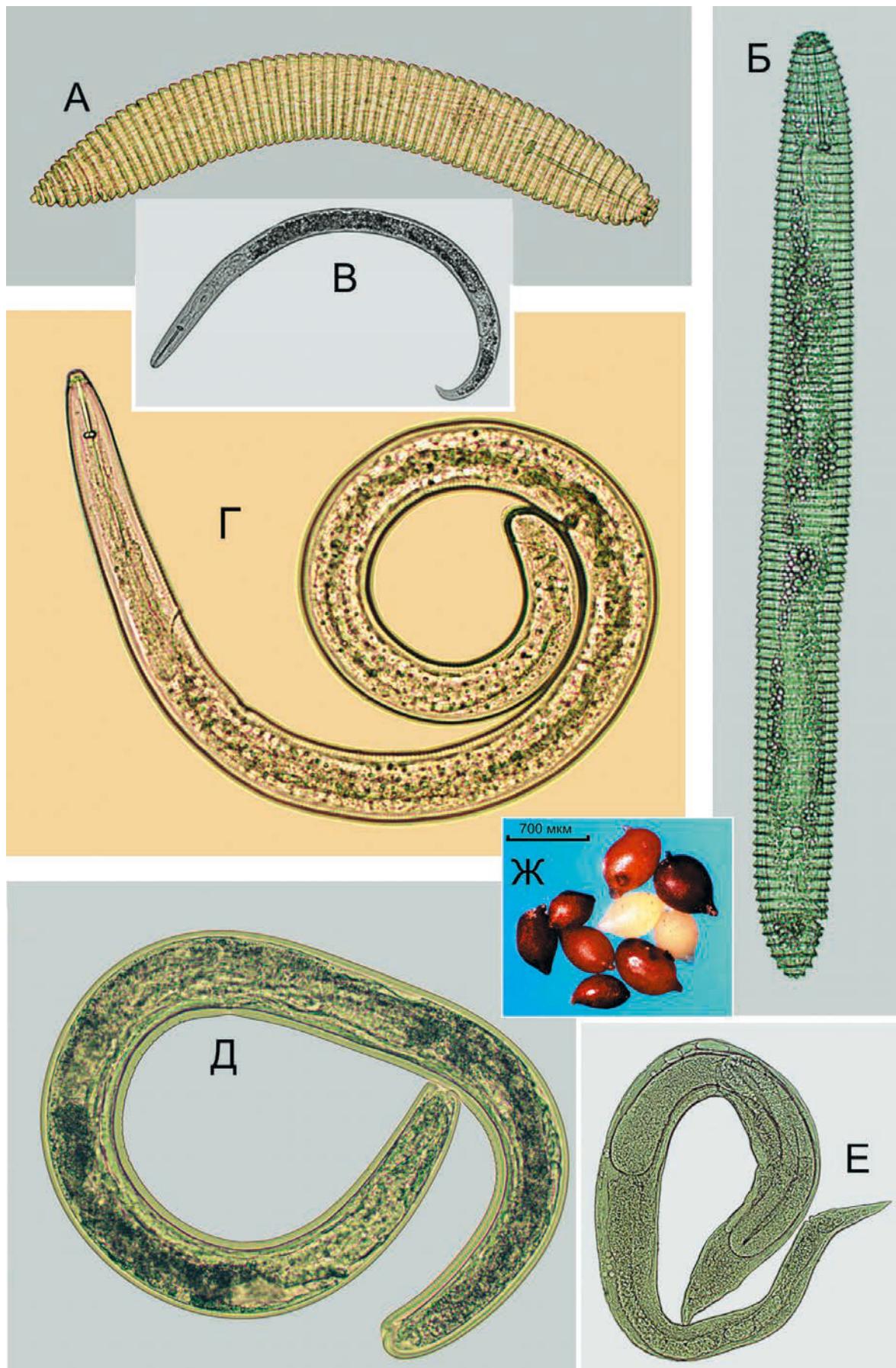


Пропорции тела фитонематод отличаются большим разнообразием (рис. 3). Для фитогельминтов, сохранивших подвижность, характерно довольно длинное тело, когда отношение длины нематоды к наибольшему диаметру достигает 40 и более. Хвостовой отдел этих нематод относительно невелик и составляет 5–10% от их общей длины.

Иначе устроены прикрепленные (седентарные) фитогельминты из семейства цистообразующих (Heteroderidae) и галловых (Meloiodogynidae) нематод: у самок, ведущих сидячий образ жизни, хвост редуцирован, а отношение длины тела к его ширине может приближаться к единице.

Кожно-мускульный мешок. Стенка тела нематод представляет собой кожно-мускульный мешок и состоит из трех слоев – кутикулы, гиподермы с кожными железами и мускулатуры. Кроме того, со-

Рис. 1. Строение нематод на примере *Helicotylenchus digonicus*:
А – самка: ст – stylet; пк – procorpus; сб – средний бульбус; нк – нервное кольцо; пж – пищеводные железы; я – яичник; спр – сперматека; в – вульва; кту – кутикула; ан – анальное отверстие.
Б – хвостовой отдел самца: сп – спикула; бр – бурса; ф – фазмида (по Perry, 1959).

**Фото 1. Форма тела паразитических нематод:**

А – *Lobocriconema* sp.; Б – *Macropastonia* sp.; В – *Paratylenchus* sp.; Г – *Helicotylenchus* sp.; Д – *Paratrichodorus* sp.; Е – *Anguina agrostis* (самка); Ж – *Heterodera* sp. (фото В.Н. Чижова, ориг.).

Рис. 2. Передний (трофико-сенсорный) отдел тела нематоды: ст – стилет; гш – головная шапочка; ц1 и ц2 – цефалиды; кст – коническая часть стилета (острие или конус); цст – цилиндрическая часть стилета (корпус); мст – мускулы стилета; гст – головки стилета; пдж – проток дорсальной железы пищевода; прк – прокорпус пищевода; прп – проток пищевода; кл – клапан метакорпального бульбуса пищевода; мкб – метакорпальный бульбус пищевода; нк – нервное кольцо; ист – истмус пищевода; жп – железы пищевода; пккл – пищеводно-кишечный клапан (кардий); гем – гемизонид; вп – выделительная пора; япж – ядра пищеводных желез; кш – кишечник; г – гемизонион (Cavenes, 1960, по Кирьяновой и Краллю, 1971).

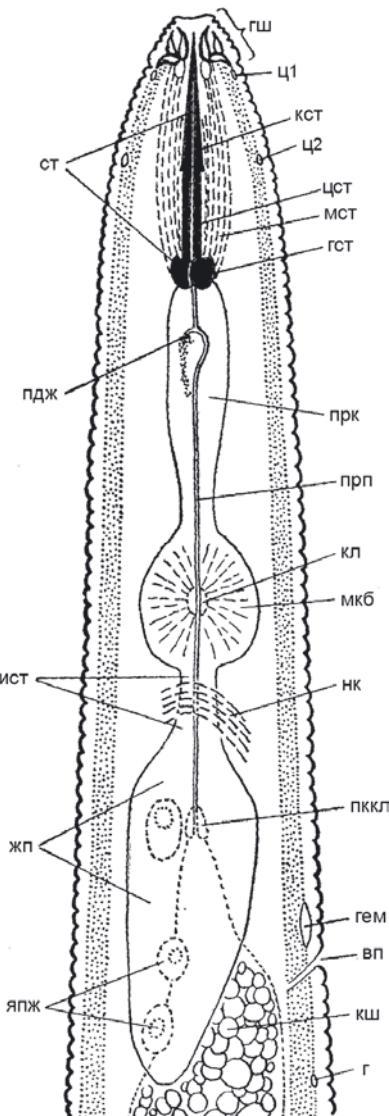
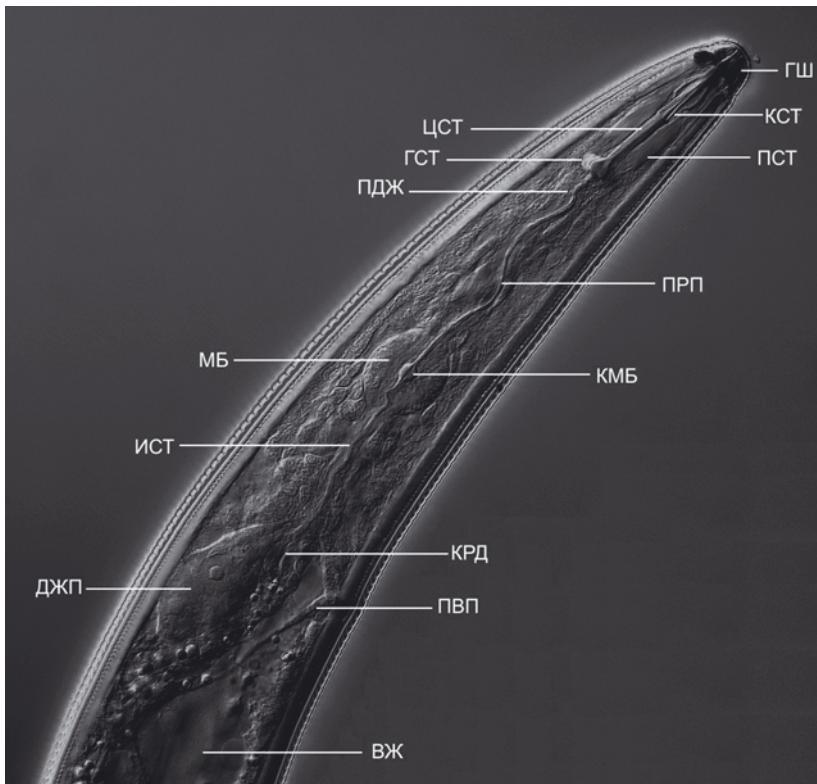


Фото 2. Передний конец *Rotylenchus* sp.: ГК – головная капсула; КСТ – коническая часть стилета; ЦСТ – цилиндрическая часть стилета; ГСТ – головки стилета; ПСТ – протракторы стилета; ПДЖ – проток дорсальной железы пищевода; ПРП – проток пищевода; МБ – метакорпальный (средний) бульбус; КМБ – клапан метакорпального бульбуса; ИСТ – истмус; КРД – кардий (пищеводно-кишечный клапан); ДЖП – дорсальная железа пищевода; ПВП – проток выделительной поры; ВЖ – выделительная железа (фото В.Н. Чижова, ориг.).

стенкой тела тесно связана центральная нервная система (нервные стволы проходят в утолщениях гиподермы), в связи с чем стенку тела нематод иногда называют **кожно-нервно-мускульным мешком**.

Кутикула и гиподерма. Ультраструктурные исследования показали, что кутикула представляет собой четырехслойное образование, в котором выделяются слои эпи-, экзо-, мезо-, и эндокутикулы. Обязательным компонентом эпикутикулы является тонкая осмофильтрационная мембрана, в состав которой входят белки, углеводы и липиды. В зависимости от систематического положения и образа жизни толщина и ультраструктура отдельных слоев различается. Часто один или более кутикулярных слоев разделены на подслои разнообразной структуры (волокна, бороздки, столбы и гранулярные образования). Белки кератин и коллаген определяют эластичность и прочность покровов, а липопротеины обеспечивают их полупроницаемость. (Decramer, Hunt, 2006; Perry, Wright; Blaxter et al. 1999, Spiegel, McClure 1995). На поверхности кутикулы нематод часто имеются различные прилатки, связанные прежде всего с органами чувств. Это папиллы, или сосочки, выступающие в виде небольших бугорков над поверхностью кутикулы, и щетинки – выросты, длинная ось которых в несколько раз превышает поперечное сечение. Число папилл и щетинок, так же как и их расположение, строго постоянно и служит систематическим признаком.

Непосредственно под кутикулой расположена гиподерма (эпидермис). Гиподерма паразитических нематод – многоклеточная ткань, дифференцированная на тончайший слой субкутикулы и гиподермальные вали-

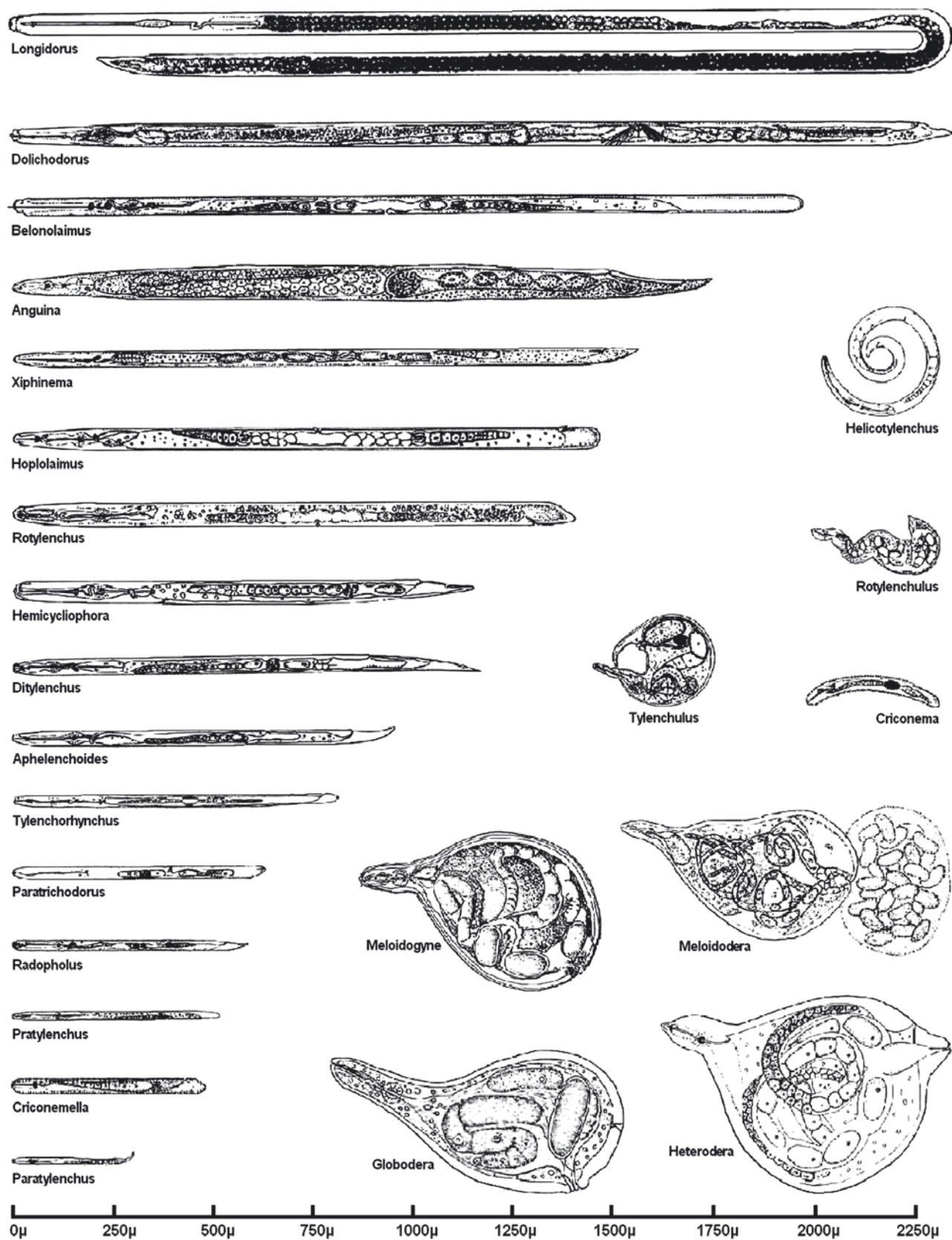


Рис. 3. Размеры тела самок фитонематод основных отрядов (из Agrios, 1997).

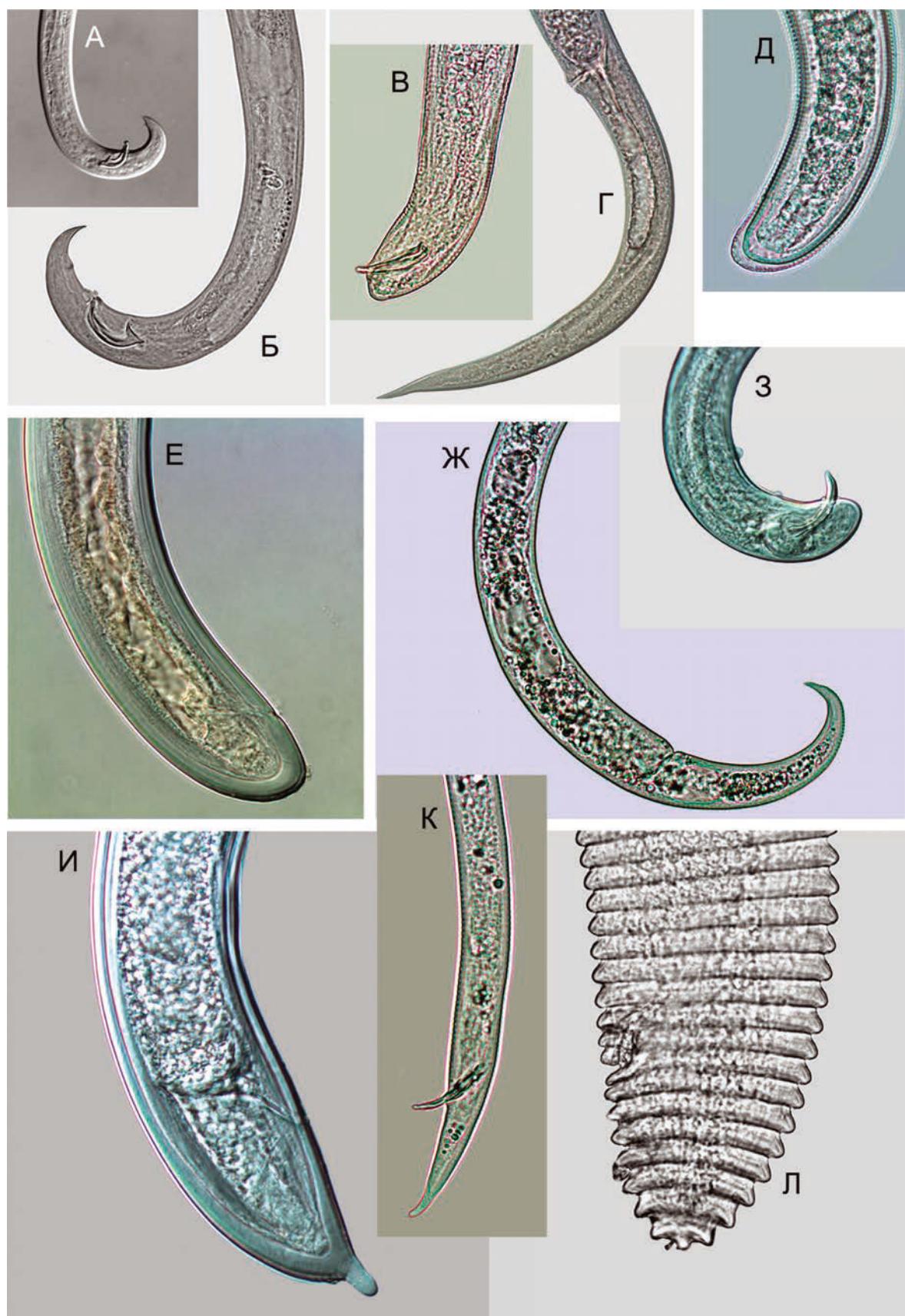


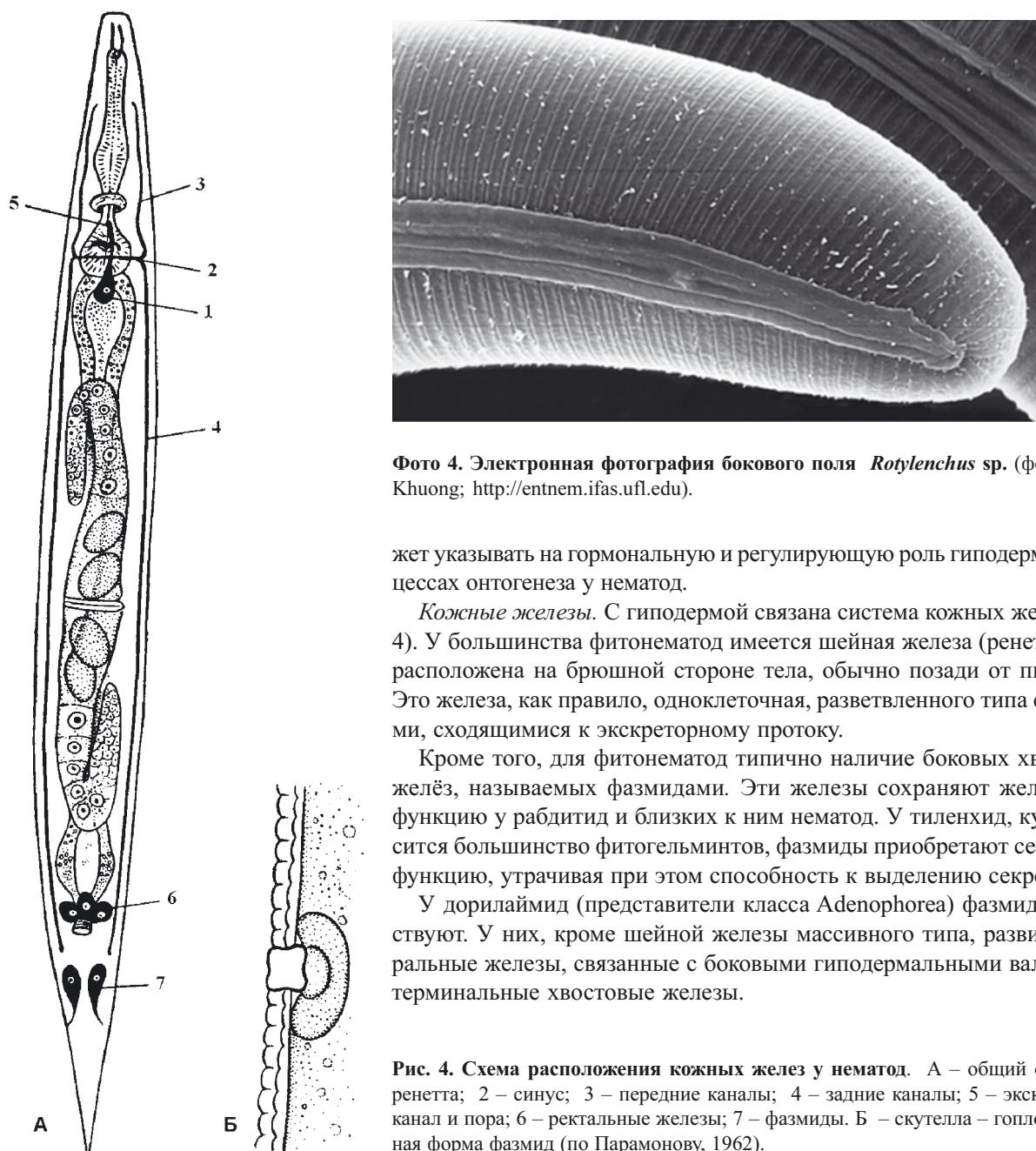
Фото 3. Хвостовой конец паразитических нематод:

А – *Aphelenchoides fragariae* (самец); Б – *Bursaphelenchus mucronatus* (самец); В – *Meloidogyne hapla* (самец); Г – *Ditylencus dipsaci* (самка); Д – *Helicotylenchus* sp.; Е – *Xiphinema* sp.; Ж – *Gracilaculus* sp.; З – *Trichodorus* sp. (самец); И – *Xiphinema diversicaudatum*; К – *Gracilaculus* sp. (самец); П – *Macropastonia* sp. (фото В.Н. Чижкова, ориг.).

ки – утолщения, расположенные на четырех участках: по бокам тела, на спине и на брюшной стороне. Участки кутикулы, расположенные в области боковых утолщений гиподермы, называются боковыми полями и, как правило, имеют иную структуру, чем остальная часть кутикулярного покрова (фото 4). Наличие боковых полей обеспечивает свободу перемещения поперечных колец кутикулы и позволяет нематоде изгибать тело в спинно-брюшном направлении. Боковые поля действуют также в качестве стабилизаторов при передвижении нематод в боковой плоскости (во время движения тело нематод всегда ориентировано боковой стороной вниз).

Гиподерма участвует в образовании многочисленных поверхностных структур, отмеченных у нематод как кольчатость, продольные линии и др. На боковых линиях поперечная кольчатость кутикулы прерывается. У фитопаразитических нематод кутикулярные борозды в области ануса и вульвы являются важными морфологическими признаками и используются при видовой диагностике.

Основная функция гиподермы – опорно-механическая. Кроме этого гиподермальная ткань обладает высокой физиологической активностью, особенно заметной в процессе линек (Малахов, 1986). Перед линькой и в процессе ее гиподерма утолщается, размеры ядрышек в ядрах увеличиваются, гипертрофированно развивается эндоплазматический ретикулум, происходят изменения в митохондриях, аппарате Гольджи. Эти изменения связаны с биосинтезом белковых соединений новой кутикулы. Кроме этого, наличие в гиподерме особых лимфоцитоподобных клеток – целомитов, участвующих в механизмах иммунной защиты, мо-



ожет указывать на гормональную и регулирующую роль гиподермы в процессах онтогенеза у нематод.

Кожные железы. С гиподермой связана система кожных желёз (рис. 4). У большинства фитонематод имеется шейная железа (ренетта). Она расположена на брюшной стороне тела, обычно позади от пищевода. Это железа, как правило, одноклеточная, разветвленного типа с каналами, сходящимися к экскреторному протоку.

Кроме того, для фитонематод типично наличие боковых хвостовых желёз, называемых фазмидами. Эти железы сохраняют железистую функцию у рабдитид и близких к ним нематод. У тиленхид, куда относится большинство фитогельминтов, фазмиды приобретают сенсорную функцию, утрачивая при этом способность к выделению секрета.

У дорилаймид (представители класса Adenophorea) фазмиды отсутствуют. У них, кроме шейной железы массивного типа, развиты латеральные железы, связанные с боковыми гиподермальными валиками и терминальные хвостовые железы.

Рис. 4. Схема расположения кожных желез у нематод. А – общий обзор: 1 – ренетта; 2 – синус; 3 – передние каналы; 4 – задние каналы; 5 – экскреторный канал и пора; 6 – ректальные железы; 7 – фазмиды. Б – скутелла – гопплаймоидная форма фазмид (по Парамонову, 1962).

Мускулатура. Для нематод характерны соматическая мускулатура, обеспечивающая передвижение нематод в пространстве и специальные мышечные пучки, обслуживающие различные внутренние органы. Боковые гиподермальные валики делят сплошной слой мышц на две ленты: спинную и брюшную. Все клетки каждой мышечной ленты сокращаются согласованно, изгибая тело нематоды в сагиттальной плоскости. Одна из боковых сторон тела функционально замещает брюшную, так что нематоды передвигаются лежа на боку. Это основной тип движения нематод, обеспечивающий их перемещение в воде, донных осадках, почве и тканях растений. Для фитогельминтов типичны скользящие змеевидные движения, требующие определенных точек опоры.

Нервная система и органы чувств. У нематод нервная система представляет собой группу продольных нервных стволов, соединенных между собой кольцевыми перемычками. Центральную часть нервной системы составляет нервное кольцо, окружающее пищевод в средней или передней области. Вокруг нервного кольца расположены нервные клетки, иногда в виде ганглиев. У самок, кроме того, ганглиозные образования наблюдаются в области вульвы, а у самцов – ближе к хвосту, в области клоаки.

От окологлоточного нервного кольца в переднюю и заднюю части тела отходят продольные нервы, идущие в переднюю часть тела, иннервируют губные папиллы и амфиды (хеморецепторы). Их число равно 6, но каждый разветвляется на 3 ветви. В хвостовую часть тела от нервного кольца обычно отходят 8–12 нервов: 1 – спинной, 1 – брюшной, 4 – субмедиальных и 1–3 пары боковых. Все они расположены в гиподерме.

С нервной системой связаны органы осязания и химического чувства. К ним относятся тангорецепторы, амфиды, фазмиды, дейриды, гомезонид, гемизонион и цефалиды. Наличие и расположение этих органов часто имеет значение в систематике нематод.

Органы осязания у фитонематод представлены *тангорецепторами*. Тангорецепторы имеют форму папилл (сосочеков) или щетинок. Они расположены главным образом на головном участке тела (реже на собственно теле), а у самцов – и в области клоаки. В связи с этим различают головные, губные, соматические и хвостовые тангорецепторы. Головные тангорецепторы расположены на головной капсule в два круга. Первый круг представлен шестью губными папиллами, по форме похожими на небольшие конические сосочки. К каждому из них подходит специальный нерв, защищенный на вершине тонким слоем кутикулы. Второй круг образован головными тангорецепторами, представленными десятью папиллами или щетинками. Хвостовые тангорецепторы самцов тесно связаны с боковыми складками кутикулы в области клоаки – бурсальными крыльями. Они могут иметь форму щетинок, папилл или ребровидных утолщений.

Амфиды – парные боковые органы лежат по бокам головы (у класса Adenophorea), или на губах (у класса Secernentea) (фото 5). Амфиды представляют собой углубления в кутикуле, к которым подходят крупные нервы. С помощью сильно развитых боковых нервов амфиды соединяются с нервным кольцом. Наблюдается большое разнообразие в форме отверстий амфидов. У фитонематод углубления чаще всего бывают поровидные с отверстиями на боковых губах, у почвенных и водных форм они могут быть карманообразными, круглыми или спиральными. Амфиды особенно сильно развиты у самцов и, вероятно, помогают им в поисках самки. Помимо хеморецепторной амфиды выполняют и экскреторную функцию. При исследовании процессов питания цистообразующей нематоды *Heterodera schachtii* было показано, что секреторные белки, выпущенные амфидами в межклеточное пространство между головой нематоды и клеточной стенкой, фиксируют (приклеивают) голову нематоды к стенке синцития (Semblat et al., 2001).

Фазмиды расположены на боковых полях хвостовой части тела у представителей подкласса Secernentea (фото 6). Это парные образования, от которых мельчайшие протоки идут к железам, погруженным в боковые хорды. А.А. Парамонов (1971) предлагает различать два типа фазмидов – железистый и сенсорный. Особой формой железистых фазмидов является скутелла некоторых гопплолаймид (рис. 4 б).

Дейриды – парные кутикулярные образования, открывающиеся поровидными отверстиями в середине боковых полей в области нервного кольца. Характерны для семейства теленхид.

Гемизонид – орган полуокруглой формы расположен близ выделительной поры на брюшной стороне тела. Он соединен комиссурой с нервной системой нематоды.

Цефалиды – парные органы, расположены в передней части тела за головой. Эти кутикулярные образования, по-видимому, имеют связь с нервной системой

Гемизонион – находится между кутикулой и гиподермой, расположение его может варьировать у разных нематод от переднего края до уровня основания бульбуза. Имеет вид маленькой линзоподобной структуры. Расположен всегда позади гемизонида. Предполагается, что функционирует как короткая комиссура между нервами (рис. 4).

К кутикулярным структурам, связанным с нервной системой, относятся также половые сосочки самцов, широко распространенные в подклассе Adenophorea. Как правило, они расположены на брюшной стороне тела впереди клоаки или за ней.

Экскреторная система. Общая схема экскреторной системы нематод представлена на рис. 8. Для фитогельминтов характерна ассиметричная экскреторная система. Главные части экскреторной системы нематод-тиленхид представляют собой экскреторный канал, экскреторную железу и экскреторную пору, которая расположена на вентральной стороне тела нематод на уровне нервного кольца. У большинства представителей класса Adenophorea экскреторная система не обнаружена.

Полость тела. Первичная полость тела нематод, или протоцель, представляет собой пространство между внутренними органами, ограниченное снаружи кожно-мускульным мешком. В протоцеле расположены пищеварительная и половая системы нематод.

Пищеварительная система. У фитопаразитических нематод пищеварительная система представлена кишечным каналом, который начинается ротовым отверстием, лежащим на переднем конце тела, и заканчивается анусом, расположенным на брюшной стороне, на границе среднего и заднего концов тела. Кишечный канал подразделяется на три отдела: переднюю, среднюю и заднюю кишку.

Передняя кишка. К передней кишке относятся ротовая полость, или стома и пищевод, или глотка (фаринкс).

Стома тиленхид и афеленхид представляет собой стилет – колюще-сосущий орган фитогельминтов (рис. 5). Через ведущее кольцо стилет может выдвигаться вперед при сокращении специальных мышц – про-

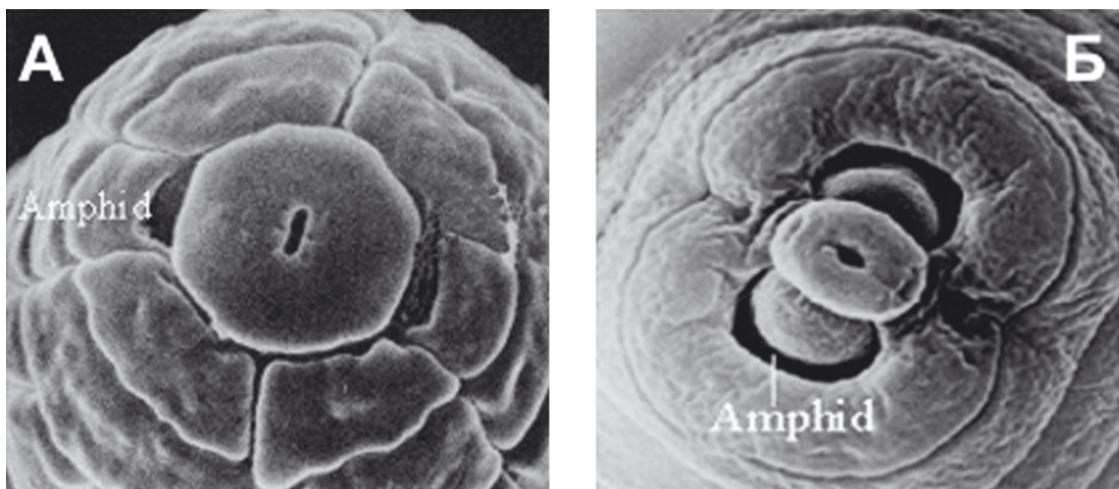


Фото 5. Электронная фотография амфига фитонематод (А – *Rotylenchus* sp., Б – *Hemicycliophora* sp.) (фото Nguen Khuong; <http://entnem.ifas.ufl.edu>).

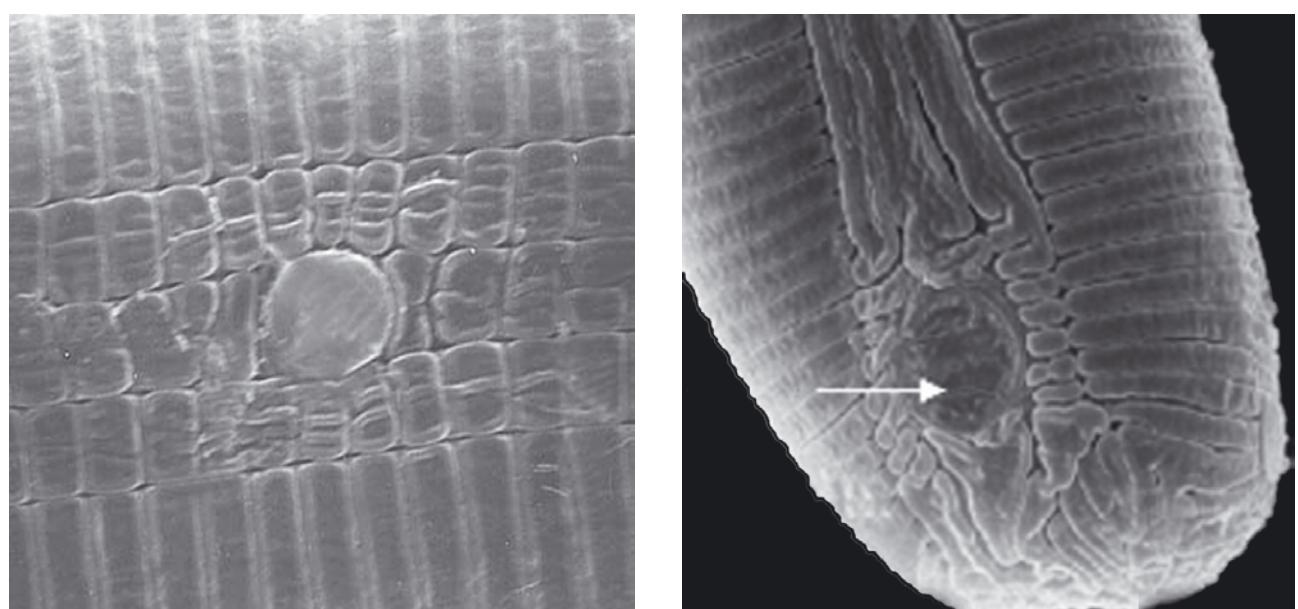


Фото 6. Электронная фотография фазмиды у *Scutellonema* sp. (фото Nguen Khuong; <http://entnem.ifas.ufl.edu>).

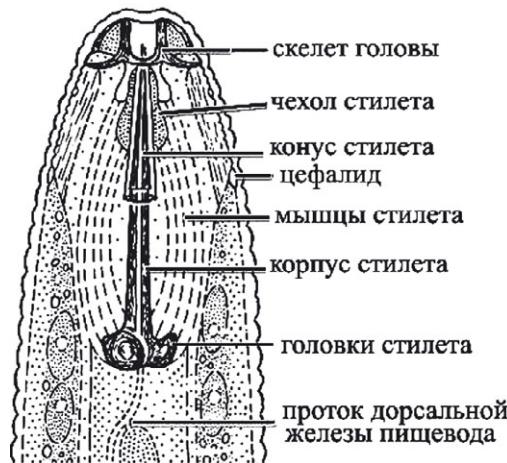


Рис. 5. Стилет тиленхид (по Subbotin et al. 2010).

У типичных фитогельминтов – тиленхид корпус пищевода снабжен слабым прокорпусом и небольшим метакорпальным бульбусом, который у некоторых нематод может полностью отсутствовать. Переход выражен; за ним следует кардиальный отдел неодинаковый у разных видов и родов. У многих он расширен в железистый кардиальный бульбус, вмещающий три пищеводные желёзы – дорсальную и две латеро-вентральные. Истмус может быть обособлен. Это тип пищевода назван дитиленхоидным. У других форм кардиальный отдел пищевода не образует бульбуса, сужается и плавно, без резких границ переходит в среднюю кишку. Пищеводные железы в пищеводе этого типа расположены вне кардиального отдела пищевода, свешивааясь с хизоцелью. Этот тип тиленхоидного пищевода назван пратиленхоидным (если железы лежат вентрально от средней кишки) либо ротиленхоидным. У фитогельминтов-афеленхид пищеводные железы могут быть включены в кардиальный отдел пищевода или свешиваться в хизоцель, как правило, дорсально от средней кишки.

Место впадения в просвет пищевода протока дорсальной железы является существенным основным различием тиленхоидного и афеленхоидного типов пищеводов. В пищеводе тиленхоидного типа проток спинной железы открывается у основания стилета, а в пищеводе афеленхоидного типа – в передней половине метакорпального бульбуса (рис. 7).

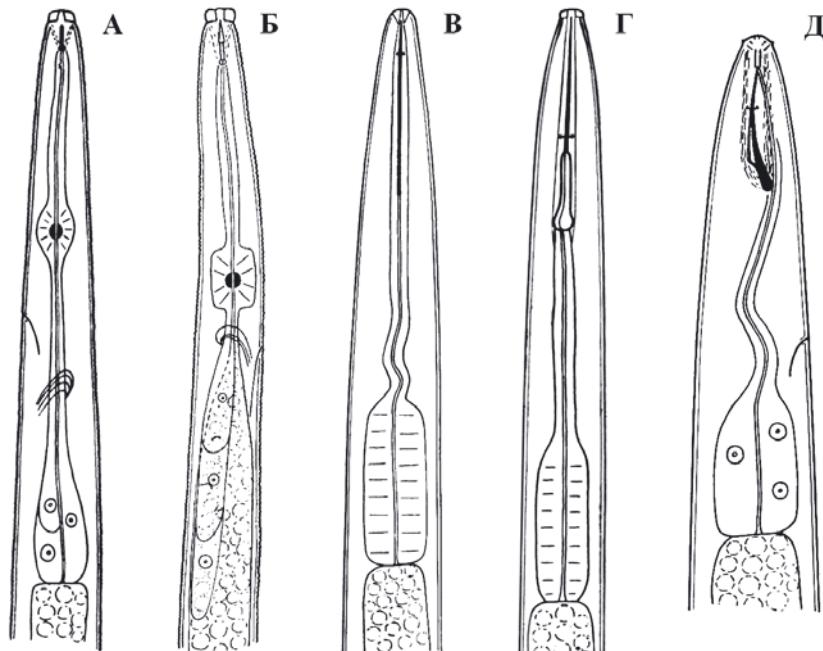


Рис. 6. Строение пищевода фитопаразитических нематод (схема): А – род *Ditylenchus* (отряд Tylenchida); Б – род *Aphelenchoides* (отряд Aphelenchida); В – род *Longidorus*, Г – род *Xiphinema* (отряд Dorylaimida); Д – род *Trichodorus* (отряд Triplonchida) (по Деккер, 1972).

тракторов. Просвет стилета очень узкий, буквально капиллярный, и по нему в пищевод нематод может поступать только жидкая пища. Стилет фитогельминтов может быть простым или сложным (фото 7). Простой стилет имеет удлиненно-коническое острье, цилиндрический корпус и основание с утолщенными стенками (фото 7 в). Сложный стилет отличается развитием у основания трех утолщений – базальных головок, к которым крепятся мышцы, выдвигающие стилет (фото 7 (б, г, д, е)). Втягивание стилета происходит за счет эластичности тканей пищевода.

В стоме дорилаймид и триплонхид имеется зуб-копье. По своей функции оно близко к стилету тиленхид, так как служит для той же цели – прокалывания оболочек растительных клеток.

За ротовой полостью следует пищевод. Типы строения пищевода фитонематод представлены на рис. 6. Пищевод состоит из корпуса, представленного прокорпусом и метакорпальным бульбусом, истмуса, или перешейка, и кардиального отдела, или кардиального бульбуса.

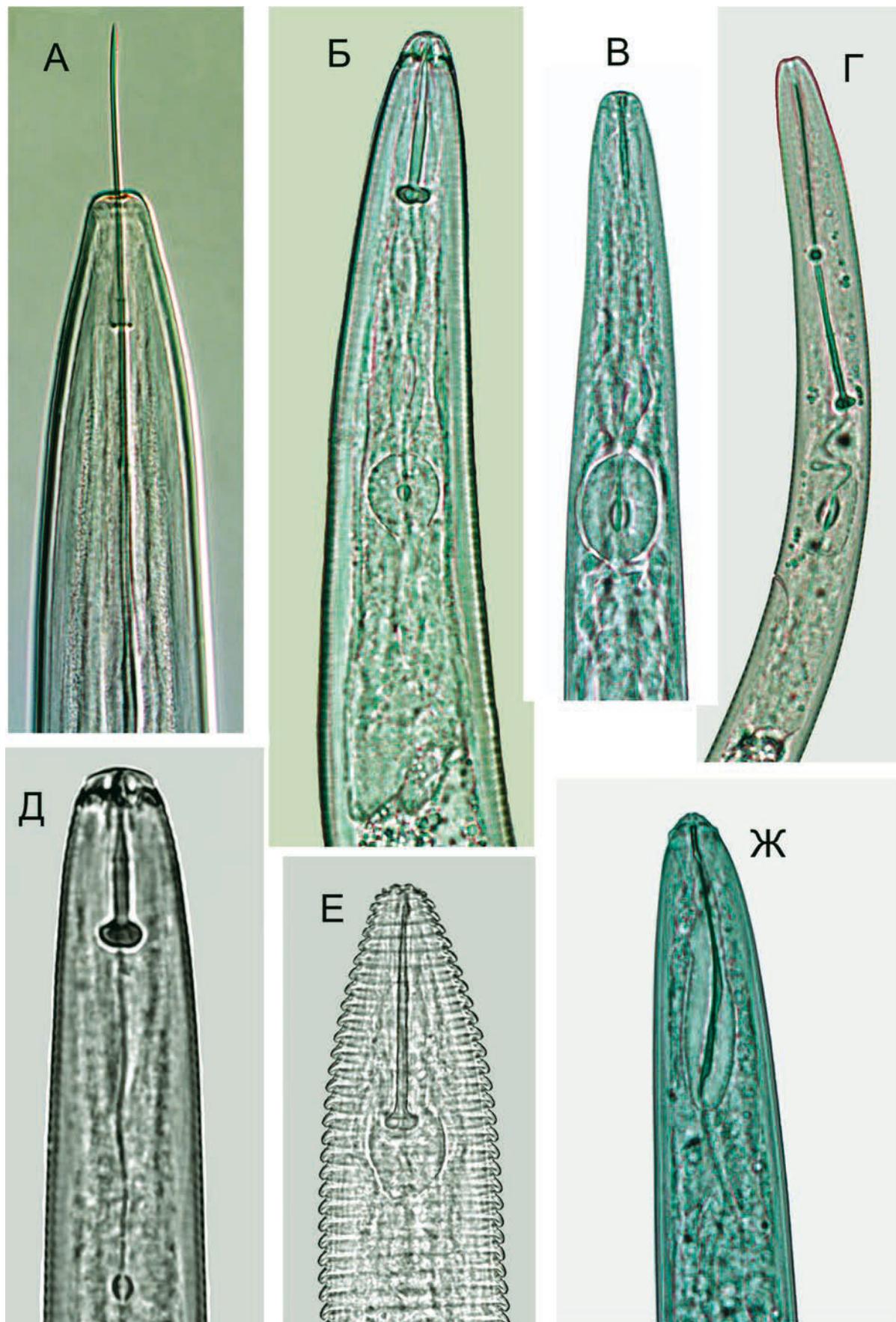


Фото 7. Строение переднего конца тела и стилемата у различных паразитических нематод:
А – *Longidorus elongatus*; Б – *Helicotylenchus* sp.; В – *Aphelenchus* sp.; Г – *Gracilaculus* sp.; Д – *Pratylenchus* sp.; Е – *Macropastonia* sp.; Ж – *Trichodorus* sp. (фото В.Н.Чижкова, ориг.).

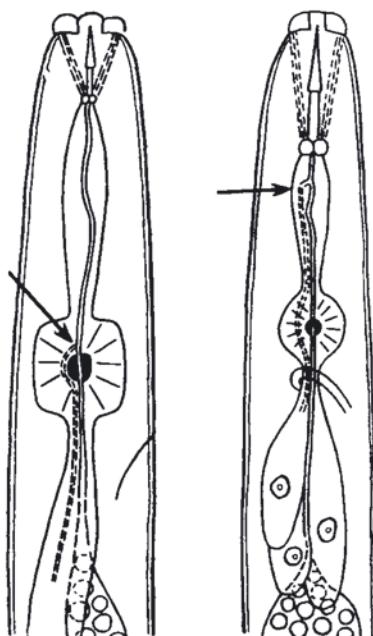


Рис. 7. Схема организации тиленхойдного и афеленхойдного пищеводов (место впадения протока спинной железы обозначено стрелкой). 1 – прокорпус, 2 – метакорпальный бульбус, 3 – кардиальный бульбус с включенными железами или они лежат обособленно, 4 – проток спинной железы; 5 – протоки латеро-вентральных желез (по Деккер, 1972).

У дорилаймид пищевод состоит из двух отделов: переднего, тонкого, почти лишенного мускулатуры, и заднего, утолщенного, с мощными радиальными мышцами. Дистальный отдел гомологичен корпусу. Четкого деления на прокорпус и метакорпус нет. Позади корпуса лежит нервное кольцо, кзади от него – истмус. Задний отдел пищевода, по-видимому, гомологичен кардиальному бульбулю. В пределах кардиального отдела пищевода расположены пять пищеводных желез (одна дорзальная и четыре субвентральных), которые организованы иначе, чем у тиленхид.

Задний конец пищевода у многих нематод заканчивается клапоновидным образованием – кардием, особенно выраженным у дорилаймид. Он является связующим звеном между пищеводом и кишкой и предотвращает обратный занос содержимого кишечника в пищевод.

Средняя кишка. Представляет собой трубку, состоящую из одного слоя клеток энтодермы, основное назначение которой сводится к всасыванию.

Отдел лишен мускулатуры и желёз. Пища, поступающая в среднюю кишку, уже обработана ферментами секрета пищеводных желёз. У некоторых нематод намечается дифференцировка средней кишки на две части: желудочек и тонкую кишку (рабдитиды, диплогастериды). В стенке средней кишки часто накапливается большое количество запасных питательных веществ, и тогда этот отдел кишечника приобретает значение жирового тела.

Задняя кишка – ректум. Это короткий отдел, выстланный кутикулой и снабженный сфинктером. Задняя кишка открывается наружу анальным отверстием и служит для выведения из кишечника непереваренных остатков пищи. У большинства Secernentea с ней связаны ректальные железы. Назначение их не совсем ясно, за исключением галловых нематод, у которых белковые выделения ректальных желёз производят желатиновый матрикс – ткань яйцевого мешка (оотеки), в который откладывают яйца.

Половая система. Фитонематоды – животные раздельнополые с четким половым диморфизмом, характеризующимся не только различием в строении половых желёз, но и наличием вторичных половых признаков. Самцы обычно мельче самок, часто обладают более крупными амфидами, их задний конец в той или иной степени загнут на брюшную сторону и снабжен специальными копулятивными органами. Особенно сильно выражен половой диморфизм у седентарных гетеродерид. Самки цистообразующих и галловых нематод имеют грушевидную форму и сидят неподвижно на корнях растений. Самцы в отличие от самок сохраняют типичное для нематод нитевидное тело и способны к самостоятельному передвижению. Гермафродитизм встречается редко и носит вторичный характер.

Половые органы нематод имеют вид трубок с общим выводным протоком, открывающимся у самок посередине тела на брюшной стороне, а у самцов – в заднюю кишку. Если у нематоды имеются две половые трубы, то такую форму называют дидельфной. Редукция одной половой трубы характерна для монодельфных форм. Монодельфность встречается у самцов большинства Secernentea.

У нематод – паразитов растений может наблюдаться численное преобладание самок над самцами, реже полное отсутствие самцов, связанное либо с наличием партеногенеза, либо с гермафродитизмом.

Половая система самки (рис. 1). Половые органы самки у дидельфных форм состоят из яичников, яйцеводов, матки и непарного влагалища, открывающегося наружу половым отверстием – вульвой. Если у фитонематод развиты две половые трубы, то они занимают продольно-противоположное положение, за исключением гетеродерид с параллельными половыми трубками, направленными вперед.

Для самок тиленхид характерны монодельфность и небольшое число овогониев в зародышевой зоне яичника. Исключение среди них составляют высокоспециализированные паразиты (пшеничная нематода, цистообразующие и галловые нематоды и др.), обладающие большой плодовитостью. Особенности строения половых трубок самок существенно дополняются другими морфологическими критериями и позволяют идентифицировать нематод как на надвидовом, так и видовом уровнях (Турлыгина, Чижов, 1991). Детальное строение половых трубок самок нематод различных видов представлены на рис. 8.

На рис. 9 на примере свекловичной нематоды представлено строение заднего конца тела самки цистообразующих нематод, видовая диагностика которых базируется на морфологических различиях в строении анально-вульварных пластинок.

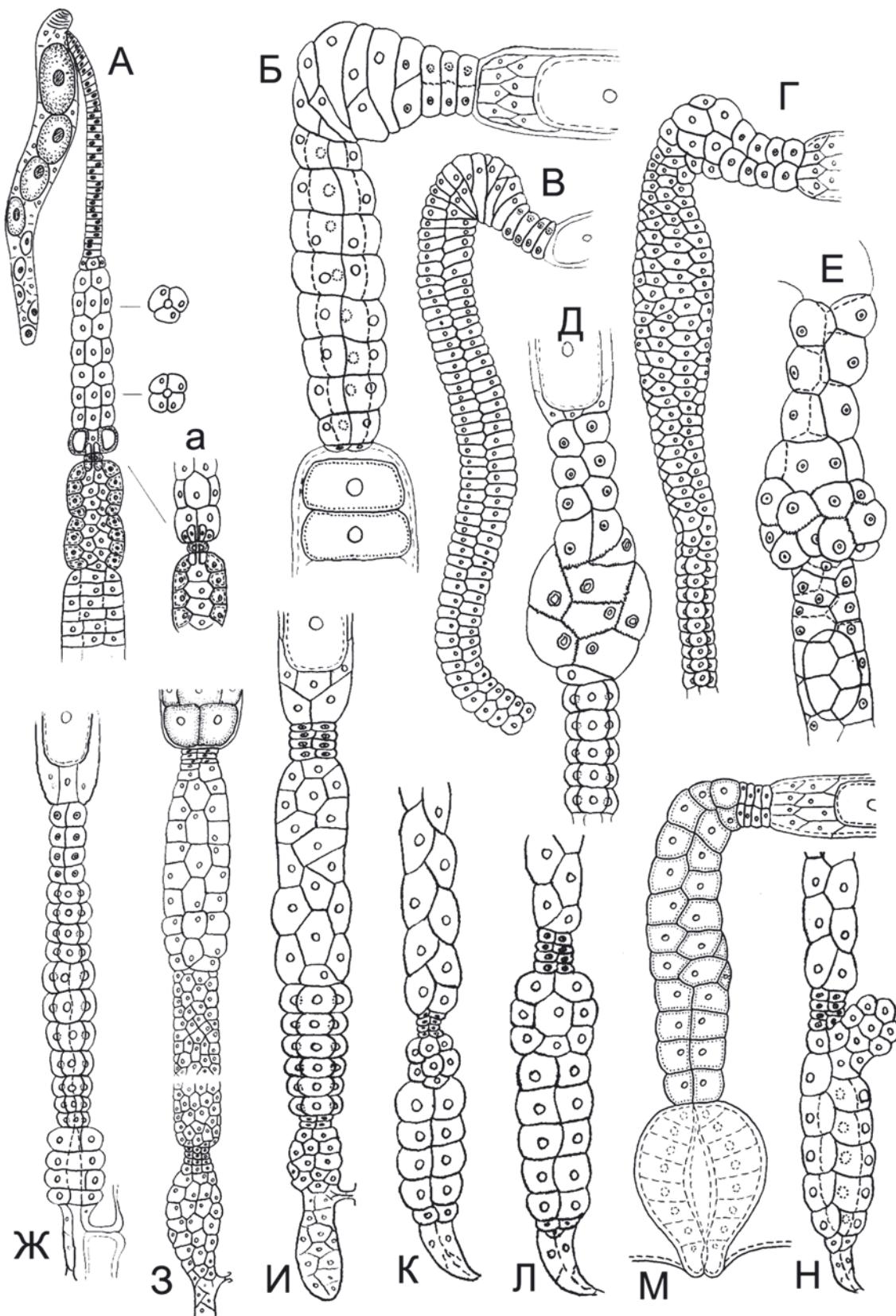


Рис. 8. Строение половой системы самок паразитических нематод: А – *Longidorus elongatus* (а – область сфинктера); Б – *Meloidodera alni*; В – *Heterodera glycines*; Г – *Globodera rostochiensis*; Д – *Meloiodogyne hapla*; Е – *Meloiodogyne incognita*; Ж – *Rotylenchulus reniformis*; З – *Anguina agrostis*; И – *Ditylenchus dipsaci*; К – *Criconema* sp.; Л – *Hemicyclophora thienemanni*; М – *Sphaeronema alni*; Н – *Gracilaculus* sp. (по Турлыгиной и Чижову, 1991).

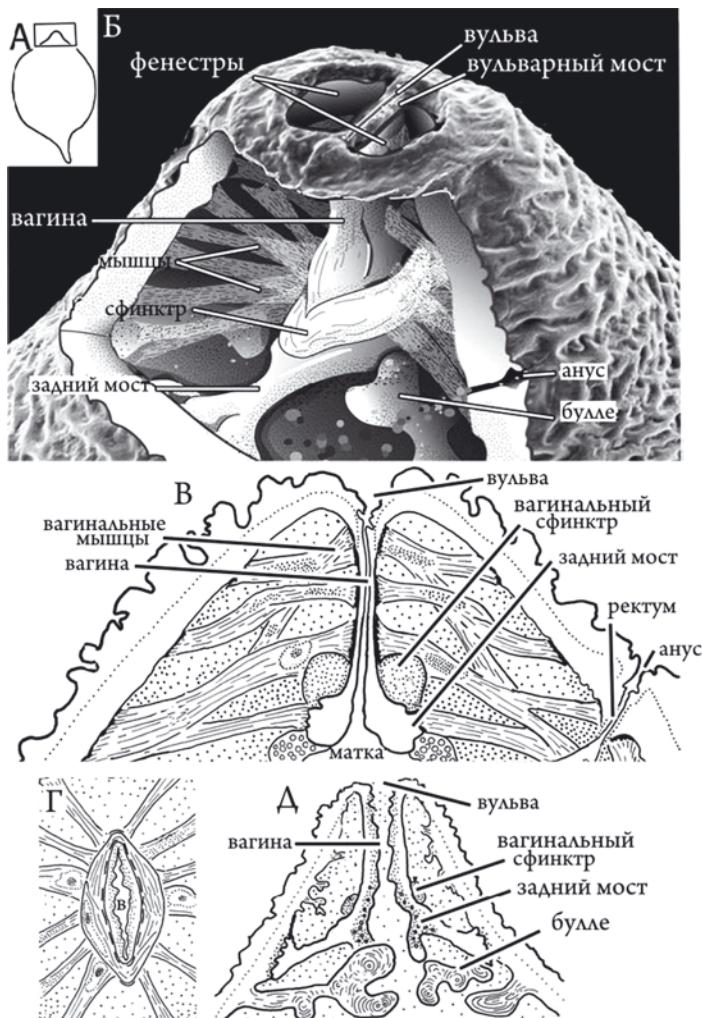


Рис. 9. Строение заднего конца тела самки цистобразующей нематоды *Heterodera schachtii* (А – общий вид; Б–Д – структуры вульварного конуса) (по Subbotin et al. 2010).

1.2. Морфометрия и пропорции тела нематод

Для описания морфологии и идентификации нематод обычно используются различные мерные признаки, как, например общая длина тела и его наибольшая ширина и ширина в различных местах его протяжения, длина пищевода, длина хвоста, длина ротовой полости, расстояние выделительной поры и вульвы от кончика головы, длина спикул и рулька. Кроме того, учитываются и различные соотношения вышеуказанных органов к общей длине нематоды в основе которых лежат индексы де Мана (de Man, 1884) (рис. 10).

Основные морфометрические характеристики, применяемые в настоящее время для описания нематод

1. L – общая длина тела (как правило, выраженное в мм);
2. a – отношение длины тела к ширине в центре тела (в районе вульвы);
3. b – отношение длины тела к длине пищевода;
4. b' – отношение длины тела к длине тела до основания пищеводных желез;
5. c – отношение длины тела к длине хвоста;
6. c' – отношение длины хвоста к анальному диаметру тела;
7. DGO – расстояние от основания стилета до впадения протока дорсальной железы пищевода в мкм;
8. Стилет – длина стилета в мкм. Для нематод сем. Longidorida измеряется общая длина кольца и отдельно длина одонтостиля и одонтофора и длина до ведущего кольца в мкм;
9. Длина спикул и длина рулька (губернакулума) в мкм;
10. V% – Отношение расстояния до вульвы к длине тела выраженное в процентах;

Половая система самца (рис. 1 Б). Органы размножения самца представлены парными семенниками, непарным выводящим протоком и копулятивным аппаратом: спикулы, рулёк (губернакулум), бурса. Подобно самкам, среди самцов нематод встречаются дидельфные и монодельфные (последние преобладают) формы.

Спикулы лежат в специальных спикулярных мешках, открывающихся общим отверстием в клоаку, рядом с семязвергательным каналом. Спикулы чаще парные, реже слившиеся или одиночные. По форме спикулы бывают прямые, изогнутые, укрепленные (с продольными ребрами), перепончатые, плоские, удлиненные и сложные. Форма и размеры спикул являются одним из основных систематических признаков для некоторых групп нематод.

Рулек имеет форму раздвоенной пластинки, лежащей в стенке спикулярной сумки, и образован из кутикулы. Основное назначение рулька – направлять движение спикулы. Форма рулька у разных видов нематод сильно варьирует.

Бурсальный аппарат самцов нематод обычно имеет систему специальных мышц, боковые кутикулярные складки, или бурсальные крылья, и органы осязания в виде бурсальных ребер или половых папилл. Если бурсальные крылья заканчиваются, не достигая вершины хвоста, бурса называется лептодерной; если крылья заходят за конец хвоста, – пелодерной. У многих форм происходит упрощение строения или полное исчезновение бурсальных крыльев.

11. – Для полноты описания используются еще и следующие характеристики: длина и ширина головной шапочки; ширина тела; длина пищевода; длина хвоста; анальный диаметр; расстояние от головного конца до клапана метакорпального бульбуса; от головного конца до нервного кольца; от головного конца до гемизонида; от головного конца до выделительной поры. Измеряется расстояние вульва-анус и длина задней матки (если она есть) у самок, а также длина бурсы (при ее наличии) и свободный кончик хвоста у самцов. Для инвазионных личинок седентарных нематод измеряется расстояние до полового зачатка, длина гиалиновой части хвоста и отношение длины гиалиновой части к длине стилета, а также и некоторые другие параметры. Все измерения в микронах. В разных таксономических группах нематод система измерений имеет свои особенности.

2. Биология нематод

2.1. Размножение и развитие нематод

Нематоды животные раздельнополые, с четким половым диморфизмом, характеризующимся не только различием в строении половых желёз, но и наличием вторичных половых признаков. Особенно сильно выражен половой диморфизм у седентарных нематод. Самки цистообразующих и галловых нематод имеют грушевидную форму и сидят неподвижно на корнях растений. Самцы в отличие от самок сохраняют типичное для нематод нитевидное тело и способны к самостоятельному передвижению. Гермафротизм встречается редко и носит вторичный характер. Для нематод известно только половое размножение. Соотношения полов у паразитических нематод различно и часто связано с экологическими факторами. Увеличение самцов в популяции нематод зависит от таких факторов, как пищевая недостаточность, сниженный фотосинтез в растении, возраст и физиологическое состояние растения – хозяина, большая плотность популяции нематод, степень устойчивости растения – хозяина, температура и др. Факторы внешней среды могут вызвать реверсию пола у личинок (у галловых и цитрусовой нематод), или развитие интерсексов (Костюк, 1984).

Размножение нематод происходит яйцами. Чаще всего имеет место оплодотворение яиц, но возможен и партеногенез, который известен у цистообразующих и галловых нематод. Плодовитость фитонематод высокая, но никогда не достигает тех размеров, которые характерны для нематод – паразитов животных. Различают общую плодовитость самки за всю ее

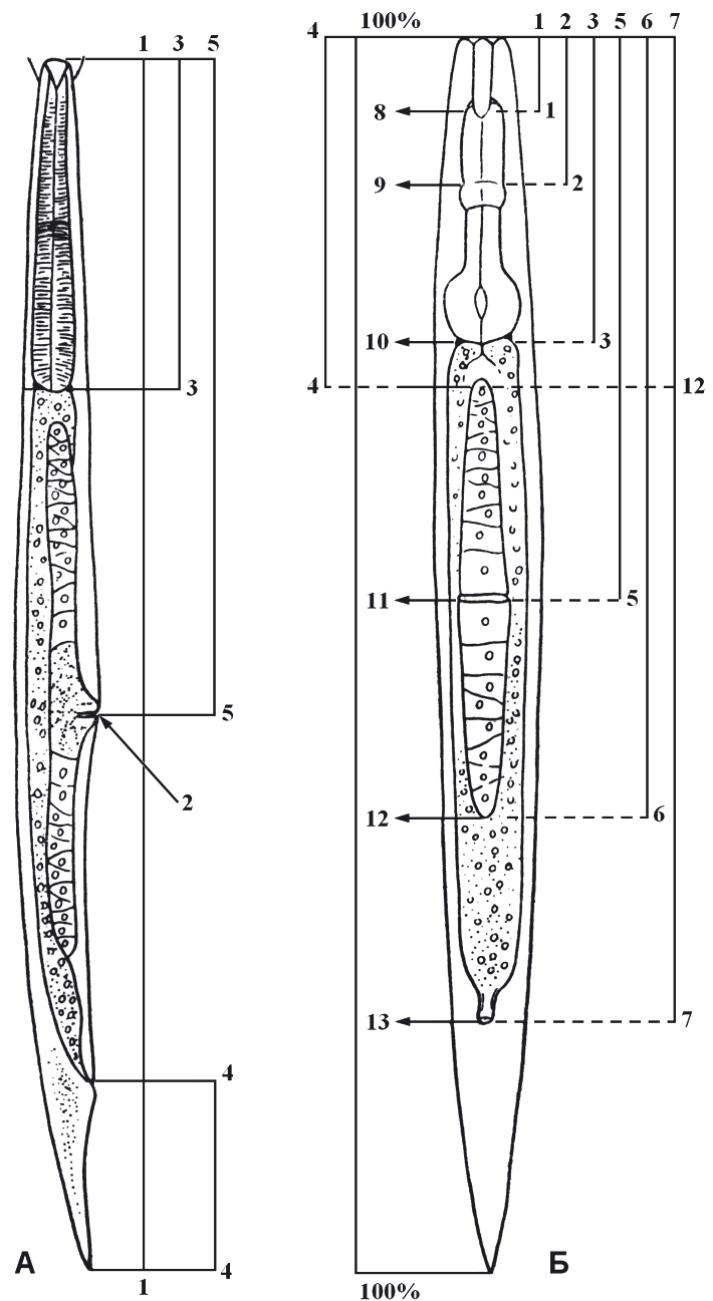


Рис. 10. Схема промеров нематод.

А – по де Ману (de Man, 1980). 1 – общая длина тела; 2 – диаметр тела; 3 – длина пищевода; 4 – длина хвоста; 5 – длина от переднего края головы до вульвы (по Парамонову, 1962). Б – по Коббу (Cobb, 1893). 1 – длина стомы; 2 – от переднего края до нервного кольца; 3 – от него до конца пищевода; 4 – от переднего края головы до начала переднего яичника; 5 – до вульвы; 6 – до конца заднего яичника; 7 – до ануса; 8 – диаметр у основания стомы; 9 – диаметр у нервного кольца; 10 – диаметр у конца пищевода; 11 – диаметр у вульвы; 12 – диаметры у начала переднего и заднего яичников; 3 – диаметр у ануса; 100% – общая длина тела; остальные величины (1–13) – в процентах к ней (по Парамонову, 1962).

жизнь и число синхронных яиц, одновременно развивающихся в матке. У большинства тиленхид в связи с наличием одной половой трубы и крупными размерами яиц синхронно в матке развивается 1–2 яйца. Общая же плодовитость доходит до 500 яиц на самку (*Ditylenchus dipsaci* Kuhn). Однако у некоторых наиболее специализированных фитогельминтов отмечается очень высокая общая плодовитость. Самка пшеничной нематоды откладывает до 2500 яиц, такова же максимальная плодовитость галловых нематод. Высокая яйцепродукция этих форм достигается не только за счет увеличения продолжительности яйцекладки, но и за счет синхронного развития в матках нескольких десятков яиц.

На рис. 11 представлена схема развития идентичных нематод от яйца до взрослой особи. Постэмбриональное развитие сопровождается изменениями в строении, носящими характер метаморфоза. Сформировавшаяся личинка по своей организации отвечает общему плану строения взрослых червей, но отличается от них прежде всего недоразвитой половой системой. У фитонематод в постэмбриональном развитии различают четыре личиночных стадии (возраста) и взрослую форму, четко разграниченных линьками. Отдельные возрастные категории хорошо различаются по размерам. Кроме того, каждый возраст характеризуется определенными этапами развития половой и пищеварительной систем. Скорость онтогенетического развития

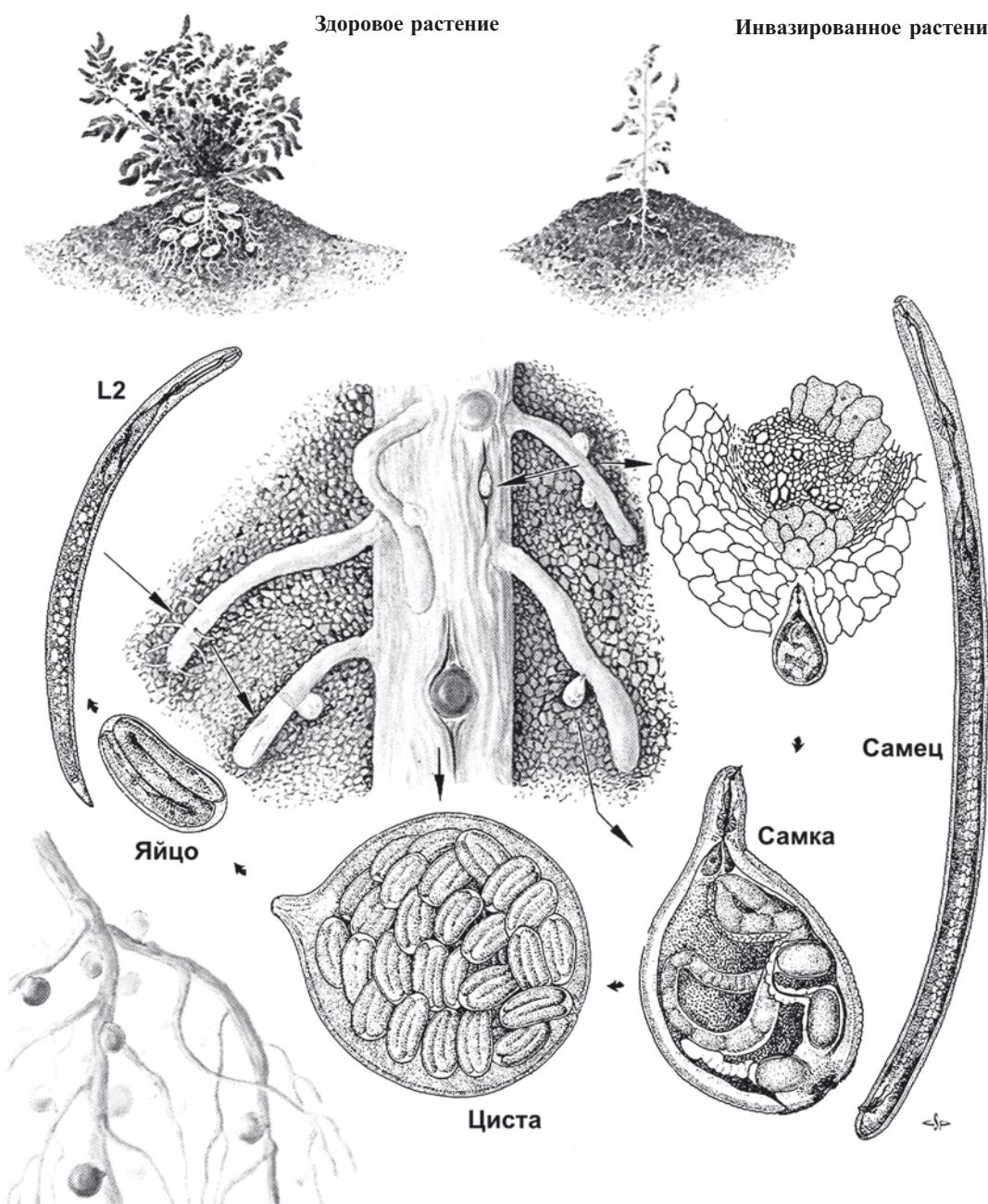


Рис. 11. Схема жизненного цикла седентарных нематод рода *Heterodera* (по Subbotin et al., 2010).

фитонематод различна – от нескольких дней до нескольких месяцев. Одна генерация стеблевых нематод при оптимальных условиях развивается 24–25 дней. Примерно такие же сроки требуются для завершения онтогенеза у галловых нематод. При прочих равных условиях большое влияние на скорость развития имеет температура. Например, цикл развития галловой нематоды при температуре 28°C проходит за 25 дней, тогда как при температуре нижнего порога (15°C) развитие затягивается до 100 дней. Число поколений у фитонематод определяется главным образом климатическими условиями, реже внутренним ритмом физиологических процессов (Покровская, 1985).

Яйцо. Яйца фитонематод имеют обычно удлиненно-овальную или почковидную форму (фото 8). Они относительно крупные и часто по диаметру почти не уступают диаметру тела самки (фото 9). Яйца покрыты сложной многослойной оболочкой и содержат небольшое количество желтка в цитоплазме.

Эмбриональное развитие. Дробление у них полное, равномерное, детерминированное и идет по билатеральному типу. Дробление может начаться в половых путях самки или после откладки яйца во внешнюю среду.

Личинка. Сформировавшаяся личинка по своей организации отвечает общему плану строения взрослых червей, но отличается от них прежде всего недоразвитой половой системой. Наличие мощного наружного скелета в виде кутикулы определяет способ роста – с помощью линек. Отмечено, что у нематод с завершением развития рост замедляется, но не заканчивается. Постоянные размеры сохраняются только у твердых органов (у стилета, спикул, копья). Например, молодая половозрелая самка гетеродерид продолжает расти и довольно сильно увеличивается в объеме.

Специфика развития седентарных нематод. Цикл развития нематод начинается с яйца, в котором завершается развитие первой личиночной стадии. После линьки из яйца выходит личинка 2-го возраста, имеющая хорошо развитый стилет. Только на этой стадии нематода способна инвазировать корневую систему растения. Личинки из почвы проникают в зону роста ткани корня непосредственно перед корневым чехликом. Для проникновения в корень личинки прокалывают клетку стилетом и секрециируют ферменты, которые вызывают деградацию клеточных стенок. Эти ферменты продуцируются в пищеводных железах. После проникновения в корень личинки продвигаются в направлении центрального цилиндра (стеля). Миграция у личинки галловой и цистообразующей нематоды происходит различными путями – галловая нематода по межклеточному пространству – интерцеллюлярно, а цистообразующая продвигается по клеткам – интрацеллюлярно. Достигнув окончательного места локализации личинки располагаются параллельно центральному цилиндуру (стелю) и становятся неподвижными. В это время в результате секреторной деятельности формируется зона питания – особые структуры, которые обеспечивают питание паразита (Gheysen, Fenoll, 2002). Развитие и структура таких образований детально описана во многих обзорных работах (Jung, Wyss, 1999; Goverse et al., 2000a; Goverse et al., 2000b; Bird, Bird, 2001 и др.).

Механизм индукции мест питания у цистообразующих и галловых нематод сходен. У галловых нематод это несколько гигантских клеток, структура которых формируется в процессе гипертрофии и аномалий клеточного деления (фото 10-А). Общая характеристика гигантских клеток такова: ядра лопастные, вздутые, их может быть очень много (до 100), ядрышки увеличены, цитоплазма гранулирована, электронно-плотная, вакуоли мелкие или отсутствуют, стенки неравномерно утолщены с врастаниями внутрь клетки, количество митохондрий, пластид сильно увеличено. Причиной многоядерности является аномальное деление после инвазии в результате многочисленных митозов, идущих без цитокинеза. Цитоплазма плотная и зернистая, содержит липиды, нуклеиновые кислоты, белки, причем последнего в 10 раз больше, чем в норме. В оболочках гигантских клеток обнаружены целлюлазы и пектин, но в них нет лигнина, суберина и крахмала, некоторые клетки содержат многочисленные вакуоли. Клетки растений окружающие зоны питания нематод делятся и разбухают, вызывая образование галлов (“root knots”). Возникновение, развитие, жизнь галла тесно связаны с жизнедеятельностью галловых нематод (Покровская, 1985).

Цистообразующие нематоды формируют синцитий (фото. 10, Б), который может включать до 200 клеток. Клетки, окружающие нематоду, некротизированы. Наличие локальных некрозов около зон питания – характерный признак паразитирования цистообразующих нематод. Образование локальных некрозов связано с механическими повреждениями клеток, вследствие движения личинок в растительной ткани. Клетки паренхимы корня, граничащие с местами локализации паразита, гиперпетрофированы. Размеры их превосходят таковые нормальных клеток паренхимы. Наряду с гипертрофией клеток коры наблюдается пролиферация. Пролиферируют и клетки перицикла. Формируется синцитий.

Основное назначение и гигантских клеток, и синцития – обеспечение оптимальных условий питания и развития. Продолжительность развития постинвазионной личинки второго возраста нематод совпадает с продолжительностью развития питающих структур, т.е. личинки второй стадии полностью несут ответственность за их образование. Мало известно о механизмах, лежащих в основе индукции мест питания, хотя на сегодняшний день имеются некоторые предположения о действии некоторых сигнальных молекул, секрециируемых личинками, как посредников для развития гигантских клеток и синцития.



Фото 8. Яйца нематод с личинками (фото M.A. McClure из Nemapix, 1997, Vol. 1. eds J.D. Eisenback and U. Zunke).



Фото 9. Яйцо и личинка *Pratylenchus* sp. (фото William Wergen Nemapix, 1997, Vol. 1. eds J.D. Eisenback and U. Zunke).

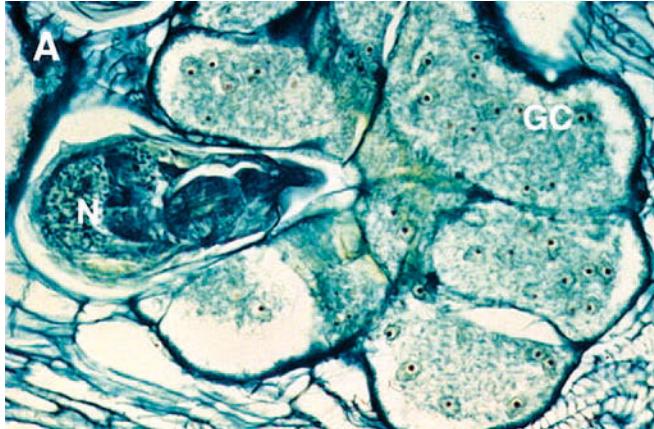
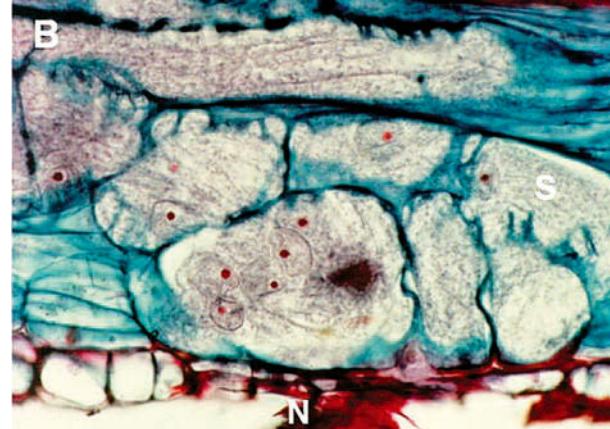


Фото. 10. Места питания в ткани растений седентарных нематод (из Nemapix, 1997, Vol. 1. eds J.D. Eisenback and U. Zunke):

A – гигантские клетки, образованные галловой нематодой *Meloidogyne* sp.; **B** – синцитий образованный цистообразующей нематодой *Heterodera* sp.; **N** – нематода; **GC** – гигантские клетки; **S** – синцитий.



После того, как места питания (гигантские клетки или синцитий) сформированы, личинки трижды линяют. Как галловые, так и цистообразующие нематоды в процессе развития претерпевают ряд морфологических изменений: они увеличиваются в размерах, изменяют форму тела (из червеобразной становиться лимоновидной или грушевидной). Происходит и внутренняя перестройка: редуцируется кишечник, в полости тела формируется яичник с яйцами. Примерно через неделю после последней линьки самка галловой нематоды начинает выделять желатиновый матрикс, в который откладывает яйца. У цистообразующих нематод размножение происходит с обязательным присутствием самцов; после оплодотворения яйца остаются внутри самки, число их с возрастом увеличивается и постепенно заполняет все тело самки. После смерти самки превращается в цисту, представляющую из себя мешок с яйцами.

2.2. Анабиоз

Паразитические нематоды растений обладают способностью переживать неблагоприятные условия, находясь в состоянии анабиоза. При засухе длительность анабиоза зависит от наличия минимальной влажности и от скорости высыхания. На примере *Pratylenchus penetrans*, показано, что в почве, высущенной быстро, в состояние анабиоза переходило 22–31% популяции нематод, в то время как при медленном высушивании – 58–70% популяции (McSorley, 2003). В табл. 1 продемонстрированы данные о возможности выживании некоторых видов нематод в состоянии анабиоза в экстремальных условиях. Следует отметить, что у некоторых

Таблица 1. Продолжительность анабиоза у разных видов нематод (по R. McSorley, 2003)

Вид нематод	Условия	Продолжительность анабиоза	Автор
<i>Anguina agrostis</i>	Гербарный образец	4 года	Fielding, 1951
<i>A. trticii</i>	Гербарный образец	9-30 лет	Fielding, 1951
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	Гербарный образец	16-23 лет	Fielding, 1951
<i>D. dipsaci</i>	-80 ⁰ C	5 лет	Cooper et al., 1971
<i>Filenchus olyhypnus</i>	Гербарный образец	39 лет	Stern & Albin, 1946
<i>Acrobeloides nanus</i>	Сухая почва	6,5 лет	Nicholas & Stewar, 1956
<i>Panagrolaimus sp.</i>	Сухая почва	8,7 лет	Aroian et al., 1993
<i>Plectus sp.</i>	-190 ⁰ C	125 часов	Cooper et al., 1971
<i>Plectus sp.</i>	-270 ⁰ C	8 часов	Cooper et al., 1971
<i>Dorylaimus keitini</i>	Сухая почва	10 лет	Cooper et al., 1971
<i>Helycotylenchus dihystera</i>	Сухая почва	250 дней	Aroian et al., 1993
<i>Pratylenchus penetrans</i>	Сухая почва	770 дней	Townshend, 1984

видов нематод к анабиозу способны все стадии развития червей (род *Tylenchus*; род *Ditylenchus*), в то время как у других (род *Anguina*) состояние анабиоза известно лишь для личинок определенного возраста (Кралль, Кирьянова, 1969).

3. Общие сведения об экологии фитопаразитических нематод

Фитонематоды – это комплекс нематод, экологически связанных с растением. Термин фитонематоды объединяет паразитические формы (фитогельминты, вызывающие патогенные процессы в растении – фитогельминтозы) и ряд свободноживущих нематод (сапробиотические микробо- и микрофаги, всеядные и др.), обитающих в разлагающейся растительной ткани или ризосфере растений. Видовой состав нематод, связанных с растением, разнообразен, а численность достигает громадных размеров. Особенно многообразен видовой состав и численность нематод прикорневой почвы, в ее верхнем слое (около 20 см) на площади 1 м² численность этих организмов может достигать миллионов особей, а число видов несколько сотен (иногда до тысячи).

Фитопаразитические нематоды – фитогельминты – облигатные паразиты, питающиеся исключительно живыми клетками растений. Многие из них полифаги, не обладающие специфичностью по отношению к определенным видам растений, но есть также олигофаги и монофаги. Не существует ни одного вида растений, культурных или диких, который не был бы известен как хозяин одного или более видов паразитических нематод.

На основе того, какие части растений они предпочитают использовать для своего питания, нематод делят на корневых, стеблевых и листовых. Реже нематоды встречаются в цветах и плодах. Чаще всего они поражают корни, в меньшей степени – ткани других органов. По способу питания и паразитирования выделяют несколько групп нематод (фото 11):

1 – эктопаразиты, прокалывающие ткани корня стилетом или погружающие в него только головной конец (*Helicotylenchus*, *Hoplolaimus*, *Macropostonia*, *Paratylenchus*, *Rotylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Xiphinema*, *Longidorus* и другие).

2 – эндопаразиты – паразитирующие внутри клеток растения, полностью проникающие в ткань растения-хозяина. Среди них различают мигрирующих (роды *Pratylenchus*, *Hirschmanniella*) и седентарных (роды *Meloidogyne*, *Meloidodera*, *Nacobbus*);

3 – полуэндопаразиты – виды, проникающие в ткань растения не более чем на половину длины тела (роды *Heterodera*, *Hemicycliophora*, *Tylenchulus*, *Sphaeronema*);

Болезни, вызываемые этими паразитами, называются фитогельминтозами. Внешние признаки заболеваний (симптомы поражения), вызванные нематодами часто различимы невооруженным глазом и напрямую связа-

ны со способом питания нематоды и образом жизни. У растений, инвазированных паразитическими нематодами, отмечались симптомы, сходные с воздействием экстремальных факторов abiогенного происхождения, таких, как засуха, холод, минеральное голодание и других. Инвазия растений нематодами приводит к уменьшению числа листьев, веса растения, стебля и клубней, размера листовой пластины, к снижению водного потенциала листьев. Наблюдается снижение процесса фотосинтеза, изменяется водный и дыхательный газообмен растений. Симптоматика болезней растений, вызванных этими паразитами, включает задержку роста, хлороз листьев, увядание (Деккер, 1972; Покровская, 1975).

Эктопаразитические нематоды родов *Helicotylenchus*, *Rotylenchus*, *Tylenchulus* и другие, питающиеся на корнях растений, могут вызывать некрозы тканей корня, внешне выражющиеся в побурении омертвевших участков. Более глубокие и обширные некрозы, так называемые “раны”, вызывают эндопаразитические нематоды рода *Pratylenchus*, способные проникать, пытаться и размножаться внутри корня. На поверхности корней появляются темно-коричневые, почти черные площадки, диаметром от нескольких миллиметров до 5 см. Глубина ран колеблется от 2 до 10 мм. Раны несколько меньшего размера наблюдаются при заражении растений кольчатыми нематодами семейства *Criconematidae*. Утолщенные и укороченные кончики корней отмечаются при поражении корневой системы нематодами рода *Trichodorus*. Эти нематоды, как и лонгидориды и ксифинемы могут быть переносчиками вирусов. Важнейшие из них – вирусы вееролистности винограда, кольцевой пятнистости малины, розеточности персика, кольцевой пятнистости и погремковости табака и др. (см. главу 6). Некоторые виды нематод вызывают торможение роста кончиков корней и усиление образования боковых корней (нематоды – эктопаразиты из родов *Trichodorus*, *Xiphinema*, *Longidorus*, *Hemicycliophora*). При поражении клубней, корневищ, столонов некоторые виды нематод, часто вместе с грибами, вызывают обширные разрушения тканей, известные под названием *сухих гнилей*.

При поражении молодых корней различными видами нематод наблюдается стимуляция образования боковых корней. Вся корневая система разветвляется и принимает сетчатую форму. К этой категории поражения относится «бородатость корня», вызываемая видами *Heterodera*.

Подробная симптоматика болезней растений при фитогельминтозах рассмотрена в соответствующих главах данной монографии, посвященных конкретным группам нематод, распространенных на территории России.

Для фитопаразитических нематод характерно образование очагов различного размера, обычно ограниченного участком произрастания растения-хозяина. Численность нематод определяется плотностью и состоянием корневой системы растения-хозяина, структурой почвы и уровнем влажности.

В природной среде нематоды распространены обычно в виде небольших, диффузно расположенных очагов, приуроченных к типичным природным ландшафтам. Это поймы рек с естественной растительностью (неподверженной антропогенному воздействию), понижение местности вдоль границы различных ценозов (например, лесного и лугового), вокруг заболоченных участков, поросших древесной или кустарниковой растительностью.

В аgroценозах, с различной степенью антропогенного воздействия, характеризующихся более узким видовым составом растений-хозяев, произрастающих с высокой плотностью, численность определенных видов нематод, как правило, увеличивается.

На цветных фотографиях (12, 13, 14) показаны типичные для Центральной России ценозы, в которых обнаружение соответствующих видов нематод наиболее вероятно. Это прежде всего пойменные фитоценозы, так как река обеспечивает не только оптимальные условия влажности, необходимые для жизнедеятельности нематод, но и является важным элементом в распространении нематод. Такую же роль выполняет и грунтовая дорога в сельской местности, и по ее краям часто встречаются очаги многих видов нематод (фото. 13). Обычны очаги нематод и на участках полей, в разное время выведенных из землепользования, особенно если они расположены в понижениях местности. Очаги с высокой численностью нематод можно обнаружить в естественных лесных и луговых ценозах.

Нематоды расселяются, примерно, по такому же типу, что и бактерии или грибы. В основном это происходит с потоками воды, дождовыми и талыми водами, по искусственным ирригационным системам, на сельскохозяйственных орудиях и колесах машин. Также нематоды способны расселяться посредством сильных ветров с мелкими частицами почвы и сухих растительных остатков. Хозяйственная деятельность человека, также в значительной степени способствует активному расселению нематод, в определенной степени даже более активному, чем это связано с природными явлениями. Получившая широкое распространение в последнее время международная торговля растениями с закрытой корневой системой способствует переносу нематод с континента на континент.

В растениях присутствуют и взаимодействуют с нематодами многочисленные представители других групп организмов – вирусов, бактерий, грибов, клещей, насекомых (Романенко, 2004). На рис. 12 представлены

некоторые примеры взаимодействия между паразитическими нематодами растений и бактериями, грибами и вирусами (Вайшер, Браун, 2001). Фитогельминты переносят вирусы и усугубляют грибные и бактериальные болезни, особенно корневые гнили (Романенко, 2004, 2008). Микроорганизмы, в свою очередь, могут быть симбионтами нематод и взаимоотношения между ними могут носить антагонистический характер (Борисов, 2006).

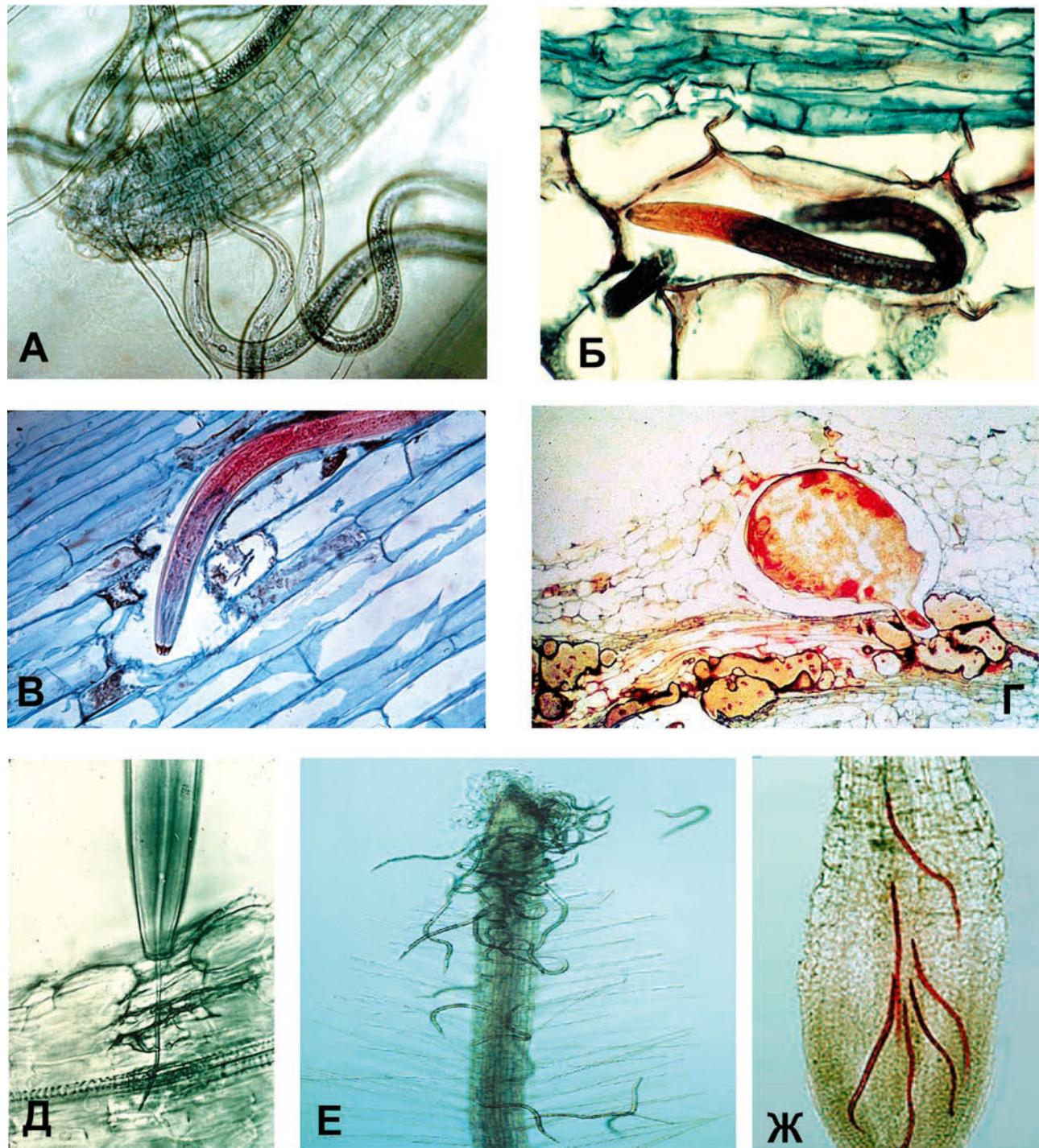


Фото 11. Способы питания нематод на корнях растений.

А – эктопаразит *Belonolaimus longicaudatus* (фото J.O. Beker; <http://entnemaddept.ufl.edu>); Б – эндопаразит *Radopholus similis* (фото M. McClure; www.apsent.org); В – питание *Hoplolaimus* sp. в корнях хлопчатника.; Г – питание галловой нематоды *Meloidogyne* sp. на образованных гигантских клетках (фото V. Dropkin); Д – эктопаразит *Xiphinema* sp.; Е – эктопаразиты (фото J.D. Eisenback); Ж – личинки галловой нематоды в корне (фото J.D. Eisenback). В, Г, Е, Ж из Nemapix Vol. 1,2. ed. J.D. Eisenback, U. Zunke.

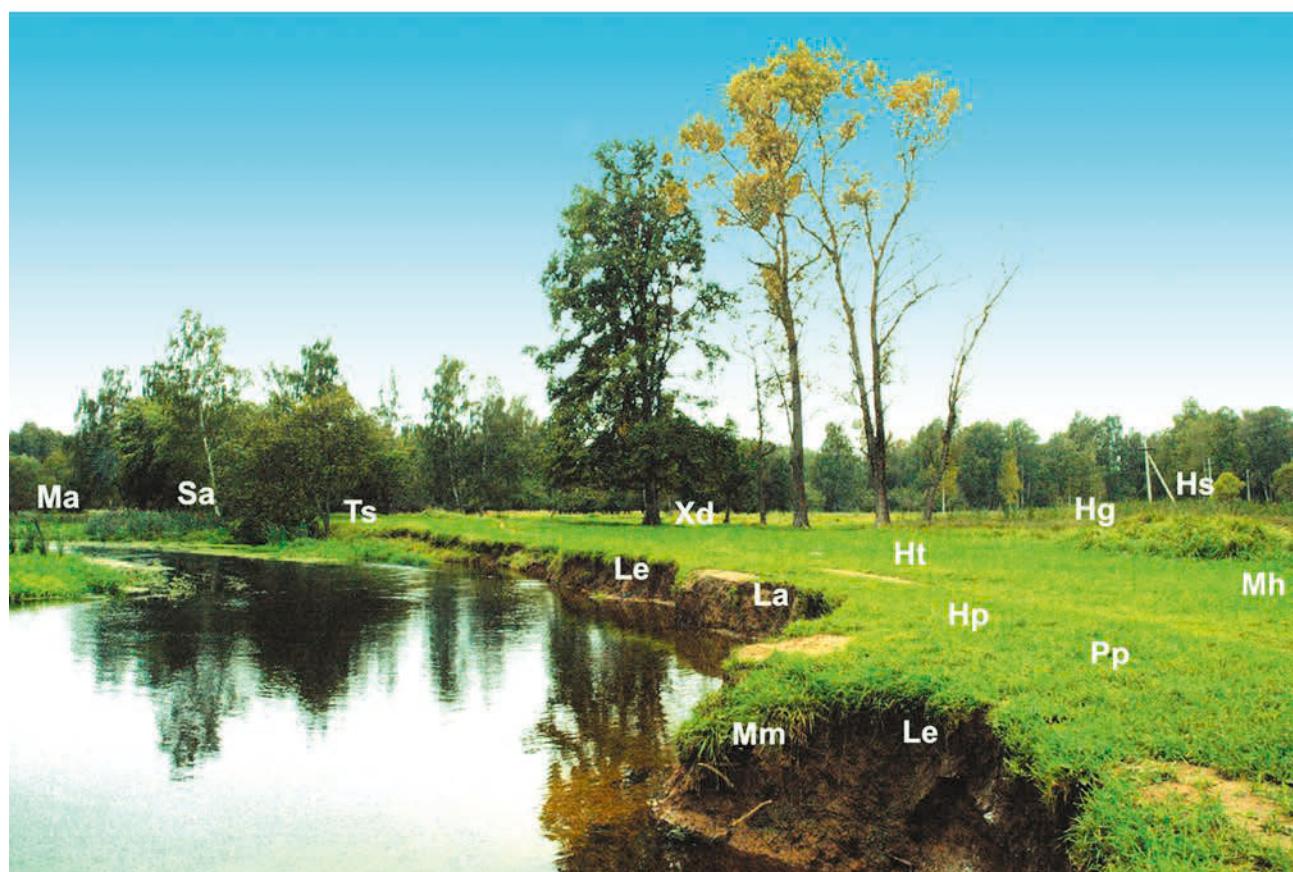
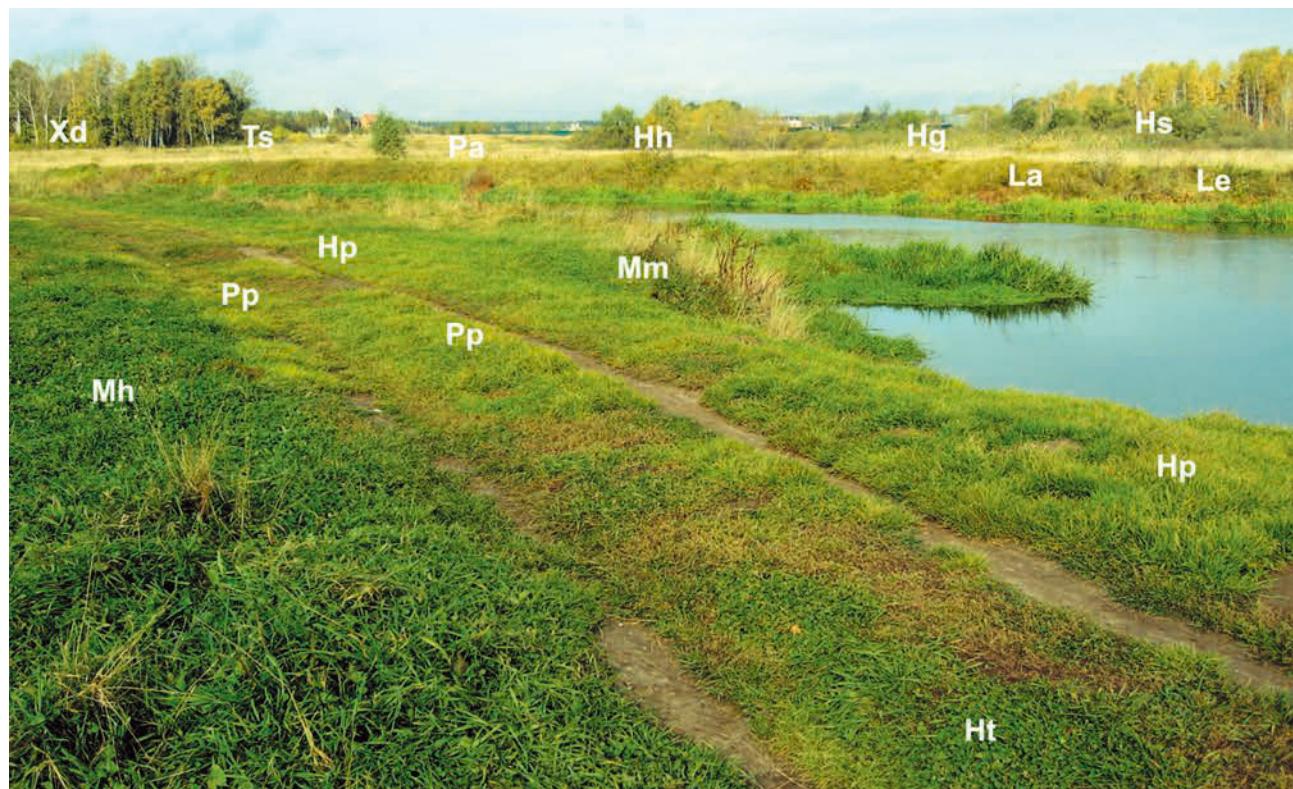


Фото 12. Распространение нематод в пойменных ценозах подверженных антропогенному влиянию (В.Н.Чижов, ориг.): *Heteroanguina graminophila* (Hg.); *Heterodera humuli* (Hh); *H. pratensis* (Hp); *H. trifolii* (Ht.); *H. salicophila* (Hs); *Longidorus attenuatus* (La); *L. elongatus* (Le); *Meloidodera alni* (Ma); *Meloidogyne hapla* (Mh); *M. millefolii* (Mm); *Anguina agropyri* (Pa); *Punctodera punctata* (Pp); *Sphaerodonema alni* (Sa); *Trichodorus similis* (Ts); *Xiphinema diversicaudatum* (Xd).

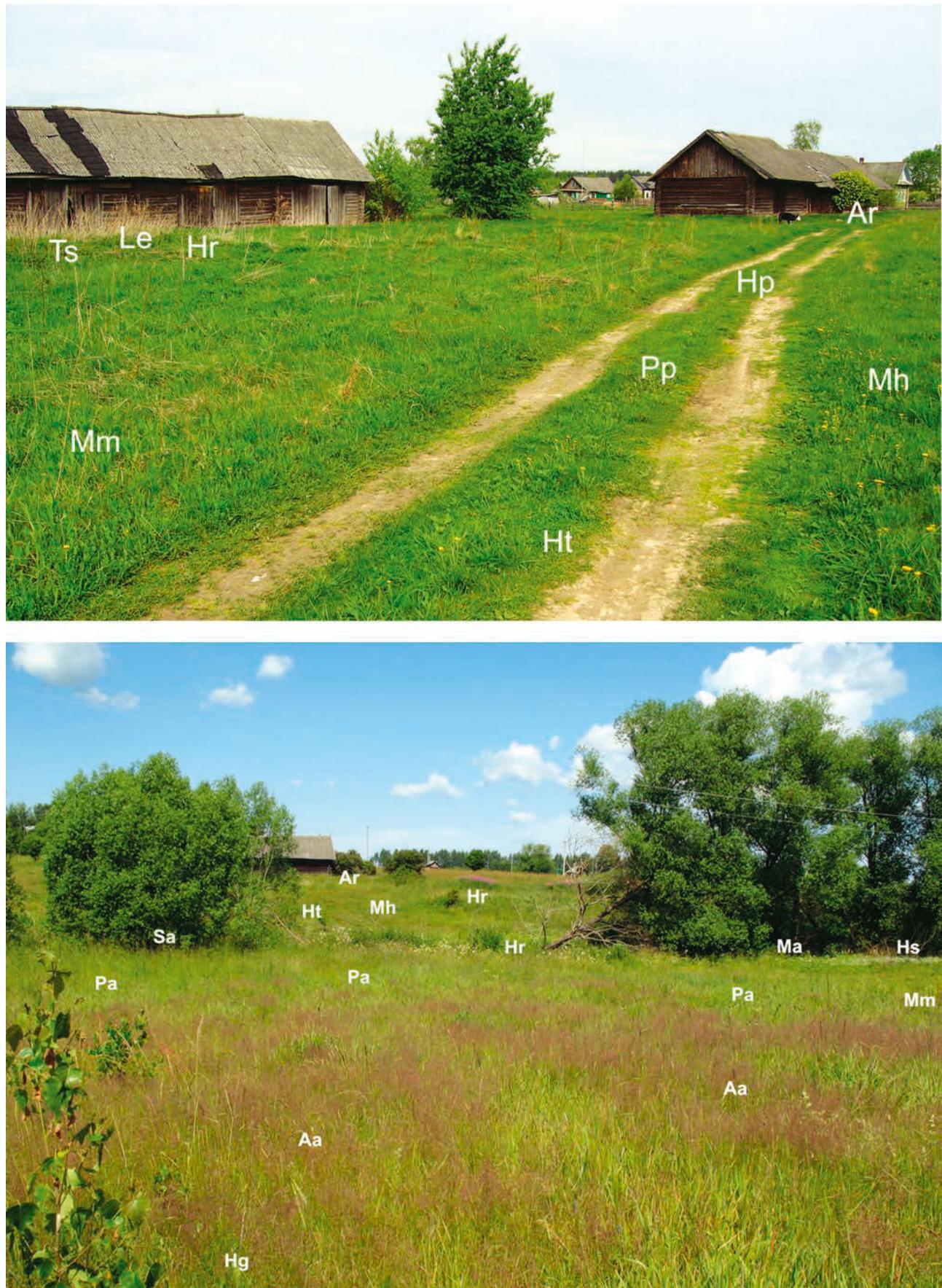


Фото 13. Распространение нематод в антропогенных ценозах выведенных из землепользования (В.Н.Чижов, ориг.):
Anguina agrostis (Aa); *Aphelenchoides ritzemabosi* (Ar); *Heteroanguina graminophila* (Hg.); *Heterodera humuli* (Hh); *H. pratensis* (Hp); *H. ripae* (Hr); *H. trifolii* (Ht.); *H. saliciphila* (Hs); *L. elongatus* (Le); *Meloidodera alni* (Ma); *Meloidogyne hapla* (Mh); *M. millefolii* (Mm); *Anguina agropyri* (Pa); *Punctodera punctata* (Pp); *Sphaeronema alni* (Sa); *Trichodorus similis* (Ts).